

LUTRA

Volume *Deel* 49 – Number *Nummer* 1 – September 2006

Contents *Inhoud*

Editorial / Redactioneel

- 1 **Knowledge is the key to protection**
Editorial board

Contributed Papers / Artikelen

- 3 **Distribution and diversity of whales and dolphins (Cetacea) in the southern North Sea: 1970-2005**
Sancia E.T. van der Meij & Kees (C.J.) Camphuysen
- 29 **Distribution and diet of otters (*Lutra lutra*) in marine areas of Loch Lomond and The Trossachs National Park, Scotland, UK**
John McMahon & Dominic J. McCafferty
- 37 **De zoogdierfauna van het Stadspark Schothorst te Amersfoort, met bijzondere aandacht voor de populatieontwikkelingen van haas (*Lepus europaeus*) en konijn (*Oryctolagus cuniculus*)**
Vincent van Laar & Rob N. Hemmelder
- 59 **No effects of dominance rank or sex on spatial behaviour of rabbits**
Jasja J.A. Dekker, Monique Groeneveld & Sipke E. van Wieren
- 67 **Shifts in food availability and associated shifts in space use and diet in stone marten**
Heiko G. Rödel & Michael Stubbe

This edition of Lutra is sponsored by Gemeente Amersfoort.



LUTRA

Journal of the Society for the Study
and Conservation of Mammals



LUTRA

Volume *Deel* 49 – Number *Nummer* 1 – September 2006

Lutra is a scientific journal published by the Society for the Study and Conservation of Mammals (VZZ). The society is dedicated to the study and protection of native mammals in Europe. Lutra publishes peer-reviewed scientific papers on mammals across all disciplines, but tends to focus on ecology, biogeography, behaviour and morphology. Although exceptions are made in some cases, Lutra generally publishes articles on mammal species native to Europe, including marine mammals. Lutra publishes full articles as well as short notes which may include novel research methods or remarkable observations of mammals. In addition Lutra publishes book reviews, and compilations of recent literature on mammals. Lutra publishes in British English as well as Dutch. Lutra publishes two issues per year and Lutra is indexed in ‘Biological Abstracts’, ‘Zoological Record’ and ‘Artik’.

Editorial board <i>Redactie</i>	Kees J. Canters (editor-in-chief), Jasja Dekker (secretary), Edgar A. van der Grift (managing editor), Jan Piet Bekker, Kamiel Spoelstra, Goedele Verbeylen, Ben Verboom
Address <i>Adres</i>	Oude Kraan 8, NL-6811 LJ Arnhem, The Netherlands e-mail: lutra@vzz.nl
Website	Lutra is also available from the internet: http://www.vzz.nl
Subscription <i>Abonnement</i>	The annual fee for a subscription to Lutra is € 17.50. The annual fee for a Lutra subscription and VZZ-membership is € 25. This also includes a subscription to <i>Zoogdier</i> , a journal that publishes in Dutch only. Students are entitled to a discount of € 4.50 for the first two years of their VZZ-membership. Outside The Netherlands or Belgium: add € 3.50 to all prices. Send payment to one of the following accounts: The Netherlands: account 203737 of the ‘Postbank’, addressed to VZZ, Arnhem, Netherlands (IBAN: NL75PSTB0000203737; BIC: PSTBNL21). Belgium: account 000-1486269-35 of the ‘Bank van de Post’, addressed to VZZ, Arnhem, The Netherlands.
Stichting Publicatiefonds Lutra	Rob C. van Apeldoorn, Edgar A. van der Grift & Bauke Hoekstra Information: Bornsestraat 118, NL-7601 GK Almelo, The Netherlands

SOCIETY FOR THE STUDY AND CONSERVATION OF MAMMALS

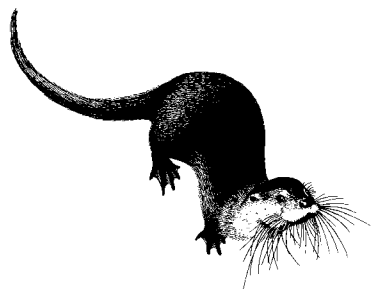
Information <i>Secretariaat</i>	VZZ, Oude Kraan 8, NL-6811 LJ Arnhem, The Netherlands tel. +31 (0)26 37 05 318; fax +31 (0)26 37 04 038 e-mail: zoogdier@vzz.nl website: http://www.vzz.nl
English language editing by:	textualhealing.nl
Photograph cover by:	Ben Verboom [Sperm whale (<i>Physeter macrocephalus</i>)]
Art:	Elias Nauta (page 2, 66)

Instructions to authors

When you prepare a manuscript for Lutra please comply with the guidelines set out below. For additional information on style and format please consult a recent issue and the “How to submit a paper to Lutra” document that is available in English as well as Dutch from the internet (<http://www.vzz.nl>) or VZZ office (address see 18).

1. Lutra publishes in British English as well as Dutch.
2. Choose an informative title for the manuscript that does not exceed 15 words.
3. Use 200-250 words for the abstract of a full article. For short notes an abstract is not required, but if desired it should be 100-150 words. Add a Dutch summary (400 words maximum for a full article, 250 for a short note).
4. Use up to ten different key words or short phrases that best identify the manuscript.
5. A manuscript should generally follow a standard scientific format. When appropriate you may subdivide the text with second or even third level headings.
6. When you name a species for the first time in the text use the English or Dutch name, depending on the language of the article, followed by the scientific name between brackets and in italics: pine marten (*Martes martes*).
7. When you report the findings in the results section avoid repetition from tables or figures, but do integrate the most important or interesting aspects in the text.
8. Use digits for numbers from 13 and up, and use words for numbers up to twelve. If a number is part of a measurement unit use digits: 7 g or 2.5 km.
9. In general, refer to tables, figures and photographs at the end of a sentence between brackets: (figure 1) or (table 1) or (photo 1). With maps use a scale bar to depict the units of measurement or distance. For figures use simple symbols or patterns, all in black and white. Contact the editorial board if you need to have a figure printed in colour. When you construct a table use tabs or the table function and use only horizontal lines.
10. Tables, figures and photographs are either one or two columns wide. Please prepare your tables and figures in such a way that the axis titles remain readable. Use the “times new roman” font for the axis titles, legend and possible footnote. Axis titles start with a capital letter and have no point at the end.
11. Reference citations in the text are normally placed at the end of a sentence. Use “et al.” for three authors or more. The references are first arranged in chronological order and then in alphabetical order: (Reeve & Huijsers 1999, Broekhuizen et al. 2000, Jansman & Broekhuizen 2000).
12. List the references in alphabetical order and then by year of publication. Do not prepare your manuscript with tabs here. Please provide the full name of a journal. For books only name the first location if a publisher has offices in more than one city. Use the full name of the country, but abbreviate United Kingdom and United States of America: UK and USA. Only refer to a site on the internet if you are reasonably sure the site concerned has a relatively long life span. Please review the following examples.

- Barrett, G.W. & J.D. Peles (eds.) 1999. Landscape ecology of small mammals. Springer, New York, USA.
- Bergers, P.J.M. 1997. Versnippering door railinfrastructuur. Een verkennende studie. Report 262. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen, The Netherlands.
- Clarke, G.P., P.C.L. White & S. Harris 1998. Effects of roads on badger *Meles meles* populations in south-west England. Biological Conservation 86: 117-124.
- Clevenger, A.P. 1998. Permeability of the Trans-Canada Highway to wildlife in Banff National Park: importance of crossing structures and factors influencing their effectiveness. In: G.L. Evink, P. Garrett, D. Zeigler & J. Berry (eds.). Proceedings of the international conference on wildlife ecology and transportation: 109-119. FL-ER-69-98. Florida Department of Transportation, Tallahassee, USA.
- Shkedy, Y. & B. Shalmon 1997. Evaluating open landscapes in the Negev Desert, and the implications on military activity. Nature Reserves Authority, Jerusalem, Israel. (In Hebrew with English summary).
13. Use the entire width of the page; do not prepare your manuscript in two columns. Do not hyphenate words at the right margin and use only left justified text. Prepare your manuscript on A4 sized pages with 2.5 cm margins and double space between the lines.
 14. The first page should show the title, authors and authors’ addresses. The page that follows starts with the abstract, immediately followed by the key words and the body of the manuscript. Tables and accompanying text should be placed at the end of the manuscript, followed by the text accompanying figures and photographs. The figures and photographs should be on separate pages that also show the figure number and the name of the first author.
 15. Book reviews of Dutch publications may be written in either Dutch or English. Reviews of publications in any other language should be written in English.
 16. We encourage you to submit your manuscript digitally (3.5” diskette or cd rom, preferably in Word97) and through e-mail as this speeds up the reviewing process. If you submit your manuscript on paper please include a total of three copies (laser printer, figures with 600 x 600 dpi). Please include the telephone number, fax number and e-mail address of the corresponding author.
 17. There are no page charges for Lutra, but contact the corresponding editor for information concerning the costs of colour illustrations.
 18. Manuscripts should be sent to the editorial board: Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming (VZZ), Redactie Lutra, Oude Kraan 8, NL-6811 LJ Arnhem, The Netherlands. The e-mail address of the editorial board is: lutra@vzz.nl. Close to or shortly after publication you will receive 25 reprints free of charge.
 19. The editorial board strongly advises you to have your manuscript critically reviewed by colleagues before you submit your manuscript.



Knowledge is the key to protection

Species protection starts with knowledge about the distribution of a species and the factors that are responsible for its decline. Most of the distribution data available for our mammal species are not systematically collected in a standardised way. Many mammal databases, if available at all, are a jumble of incidental sightings which are difficult to interpret, as the article on whales and dolphins in this edition of *Lutra* shows. Mostly they can only be used to say something on presence/absence of a species.

Luckily more and more people who try to protect mammals realise that such data are not sufficient to draw conclusions about species population dynamics. Over the last few years standardised monitoring schemes have been set up for several species and hopefully more will follow. Mammal protection societies play a key role in making these monitoring schemes financially possible by mobilising and co-ordinating networks of volunteers, which are indispensable for gathering the information needed to protect our mammal species.

When working with volunteers, it is very important to train them and validate the data they gather. But even then some data will remain dubious. Just look at the wolves that recently appeared in Wallony or the lynxes in the Flemish region of Voeren. Did they get there on their own or did humans give them a helping hand? In the case of the lynx, natural dispersal from the German Eiffel population is possible. But wolves arriving here

by themselves? There are plenty of illegal private zoos from which they could have escaped. Certain organisations support the reintroduction of wolves and even brown bears in our regions. Keeping this in the back of your mind, the interpretation of sightings of 'unusual' mammals should be done with care.

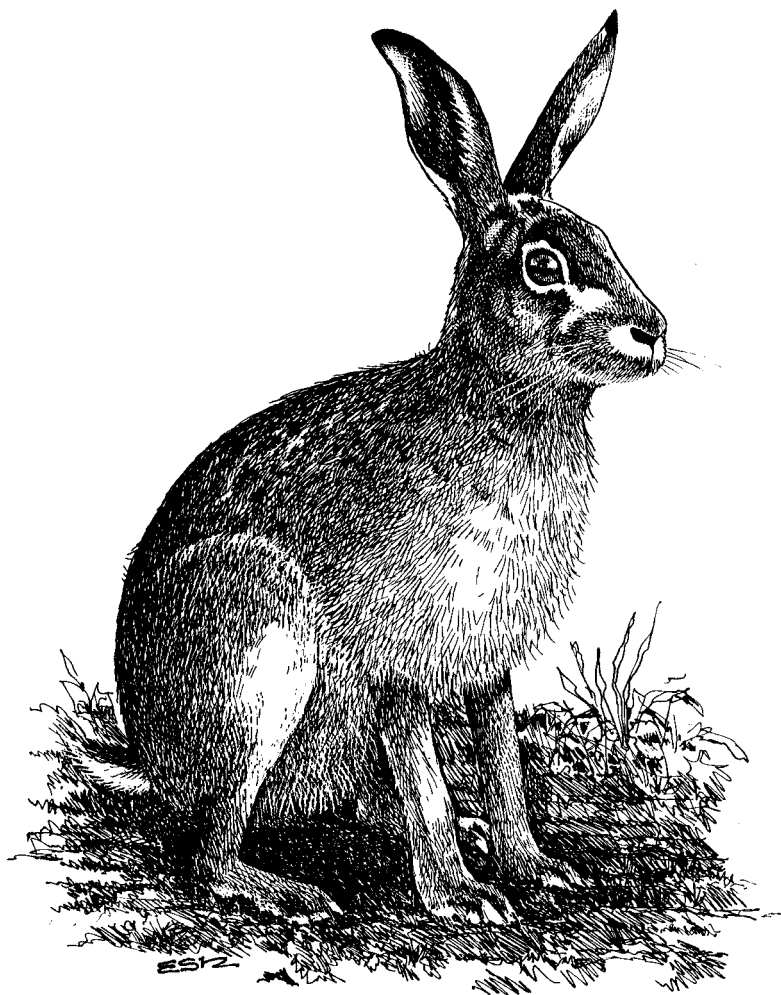
But our 'ordinary' mammals are also moved around more than we realise. Wounded or baby mammals, like squirrels and hedgehogs, are brought to reception centres and when fit are released somewhere else, people move animals that they like to their garden or release pets that they are tired of somewhere in nature, hunters translocate rabbits and roe deer to 'bring new blood into the population' and so on. This makes it even more difficult to interpret changes in species' distributions and the underlying causes.

Apart from knowledge about the distribution of a species, we need to understand which elements of the habitat are important for its survival in order to be able to maintain or restore these elements. One such important element is the presence of sufficient food resources and the possibility to shift to other resources. The latter requires either a habitat that comprises very diverse food items within a limited space, or a well connected habitat in order to reach other patches when preferred food resources become scarce. These are two elements that are often lacking in our fragmented, functional and monocultural habitats and certainly need our attention if we want to protect species.

The disadvantage of this kind of research is that it often requires more specialised and expensive methods, such as telemetry, DNA and faecal analyses, which are usually beyond the capacity of volunteers. It is very important to convince the government of the necessity of such research to get the requisite funds. In this edition of *Lutra*, two articles on our larger mammal carnivores, the otter and the stone marten, provide more information on dietary preferences and space use.

The article on the development of mammal fauna in a city park, which pays special attention to

hares and rabbits, also covers the previously mentioned subjects of distribution, population development, habitat characteristics and connectivity. It also raises other issues that appear to be important, such as the possible effects of interactions with other species, e.g. through competition or predation, or the effect of disease. A second rabbit article adds another element to the equation, namely the presence of refuges. Together with other elements these make up the complex ecological system that we need to understand as well as possible in order to be able to take the right protection measures. We still have a lot to learn!



The distribution and diversity of whales and dolphins (Cetacea) in the southern North Sea: 1970-2005

Sancia E.T. van der Meijl^{1,2} & Kees (C.J.) Camphuysen^{2,3,*}

¹ Institute of Environmental Sciences (CML), Leiden University,
P.O. Box 9518, NL-2300 RA Leiden, The Netherlands

² Royal Netherlands Institute for Sea Research (NIOZ),
P.O. Box 59, NL-1790 AB Den Burg, Texel, The Netherlands

³ Nederlandse Zeevogelgroep, Marine Mammal Database, Ankerstraat 20,
NL-1794 BJ Oosterend, Texel, The Netherlands, e-mail: kees.camphuysen@wxw.nl

Abstract: Between 1970 and 2005 sightings data of cetaceans in the southern North Sea were collected as part of the *Marine Mammal Database* of the Dutch Seabird Group. The data include incidental sightings and reports as well as results from systematic surveys and seawatching data. They are therefore difficult to correct for fluctuations in observer effort. The material was evaluated firstly to see which species occur in Dutch waters and, secondly, to see if any spatial and temporal trends in abundance can be observed. In this study the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) is excluded from the analysis, except in the discussion, where the results are put into context with data about strandings and overall abundance. The status of the 17 different species that have been recorded in the southern North Sea between 1970 and 2005 was evaluated based on the frequency of occurrence of sightings (dead and alive) in the last 36 years. Two species were listed as resident (harbour porpoise and white-beaked dolphin (*Lagenorhynchus albirostris*)), because they were abundant in 36 and 34 years respectively. The bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*), recorded in 23 years, was listed as a regular visitor or passage migrant. Ten species were qualified as irregular visitors (represented in 4-18 of the 36 years of study) and four as vagrants (recorded in <4 years). The frequency of sightings of cetaceans has generally increased between 1970 and 2005, but it is unclear how the increased popularity of cetaceans by the general public (i.e. more reports) has contributed to that trend. From effort-corrected data this trend seems genuine, but offshore surveys suggest more variable results.

Keywords: whales, dolphins, Cetacea, *Balaenoptera*, *Megaptera*, *Physeter*, *Hyperoodon*, *Mesoplodon*, *Globicephala*, *Tursiops*, *Lagenorhynchus*, *Delphinus*, *Stenella*, *Grampus*, sightings, The Netherlands, North Sea, status, distribution, diversity.

Introduction

The status of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) in Dutch waters has recently been evaluated (Camphuysen & Leopold 1993, Witte et al. 1998, Camphuysen 2004a), but published information on the occurrence of other species of whales and dolphins is still highly fragmented (Camphuysen 1982, Peet et al. 1992, Gronert 1999, Camphuysen 2004b, Camphuysen 2005). Knowledge about the diversity of

whales and dolphins occurring in the southern North Sea is mainly derived from strandings data (van Deinse 1931, and numerous annual strandings reports since). Natural offshore distribution patterns and the seasonality of occurrence in the southern North Sea have thus far not been evaluated. Dedicated cetacean sighting surveys, to assess the distribution, diversity and abundance of cetaceans, have rarely been undertaken. However, in recent years, largely as a side product of systematic ship-based and aerial surveys of seabirds at sea, we have learned more about the whereabouts and abundance or scarcity of whales and

© 2006 Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming. Lutra articles also on the internet: <http://www.vzz.nl>

* Corresponding author.

dolphins in this area (Baptist 1987, Camphuysen & Leopold 1993, Reid et al. 2003). In addition, seawatchers studying seabird migration from daily-manned coastal sites in the Netherlands, have provided valuable material over the past 35 years (Camphuysen 1982, Camphuysen 2004a).

The *Marine Mammal Database* of the Dutch Seabird Group has been established to collect information on cetacean sightings in the North Sea and beyond from all available sources, in order to avoid valuable data being lost. This database now contains tens of thousands of sightings of cetaceans, ranging from the North to the South Atlantic, but many from the southern North Sea. The database holds sightings from dedicated surveys as well as reported incidental sightings, which provide an alternative source of information. Rare species are seldom encountered during systematic censuses, and incidental sightings can provide evidence that these species do occur in certain areas. It is clear that the data need be checked and validated continuously, and rare sightings are never accepted without proper documentation. The *Marine Mammal Database* is now the most extensive source of information on the distribution and diversity of cetaceans in the southern North Sea and it is now timely to explore the data and report the most interesting patterns and trends.

This article is based on data from the southern North Sea, stored in the *Marine Mammal Database*. Sightings of harbour porpoises were excluded, given the recent analysis published by Camphuysen (2004a).

Incidental sightings were included (52% of all records, $n=590$ sightings), as well as results from systematic surveys (39%) and regular coastal observations by the Club van Zeetrekwaarnemers (CvZ, seawatching data; 9%). The sightings were collected between 1970 and 2005.

The return of the harbour porpoise has been documented and the numbers are currently still on the increase (Camphuysen & Leopold 1993, Camphuysen 1994, Witte et al. 1998, Camphuysen 2004a). The present paper is intended to provide an indication of the current status of other cetaceans in the southern North Sea. To do so, we will first briefly review the sightings, then compare the sightings with strandings data and, finally, we will review the diversity, distribution and current status of cetaceans in the southern part of the North Sea, based on all the currently available material.

Material and methods

The focus of this analysis is on the southern North Sea, between 51°00'–56°00' N latitude and 02°00'–07°00' E longitude. The mean water depth is approximately 25 m, with deeper gullies mainly in the northwest, just to the south of the Dogger Bank (depth 25 m). The section between the Netherlands and England has a depth of up to 40 m. The coastal waters are very shallow, with extensive estuaries in the Delta area and the Wadden Sea, and a sandy coast along the

Table 1. Source of cetacean sightings in the southern North Sea. Number of sightings, proportion of all sightings ($n=590$) and number of species recorded, 1970–2005 (*Marine Mammal Database*). Not corrected for double counts, i.e. animals or groups that were re-sighted at other locations or that stayed as residents. 'Incidental sightings' include a wide range of reports for which effort correction is impossible. CvZ (Club van Zeetrekwaarnemers) reports are based on coastal seawatching effort (circa 100,000 hours of observation since 1972; Camphuysen 2004 for details), and seawatching effort on offshore platforms (1978–1982, and winter 1984/1985; Camphuysen et al. 1982, Platteeuw et al. 1985). SASBASE/ESAS 4.1 data include 186,243 km steamed on effort by research vessels in the southern North Sea with a distribution as shown in figure 1. RIKZ data include results from aerial surveys between 1984–1999, reproduced with permission (see Baptist 1987 and Witte et al. 1998 for details).

	Incidental	CvZ coast	CvZ platforms	SASBASE ESAS 4.1	Aerial RIKZ	Total
Number of sightings	320	50	5	110	105	590
% of sightings	54.2	8.5	0.8	18.6	17.8	100
Number of species recorded	13	7	3	5	4	14

mainland and the Wadden Sea islands (ICONA 1992).

The *Marine Mammal Database* contains 590 sightings of whales and dolphins in this area between 1970 and 2005, including (1) incidental sightings, (2) Club van Zeetrekwaarnemers (CvZ) seawatching results, from coastal vantage points and some offshore platforms, (3) sightings during ship-based surveys (European Seabirds at Sea database, ESAS 4.1), and (4) partly published sightings during aerial surveys of the Rijksinstituut voor Kust en Zee (RIKZ) (table 1).

Incidental sightings, account for 54.2% of the material used here ($n=590$ sightings) and are occasional reports of sightings reported by to the Dutch Seabird Group database co-ordinator by members of the public, together with reports found published in the literature or on the Internet. Efforts are always made to verify identification and if the descriptions are insufficiently detailed, the animals were logged as 'unidentified' or 'uncertain'. Results from Dutch partners in the 1994 SCANS-survey (Small Cetacean Abundance in the North Sea and adjacent waters; Hammond et al. 2002) were also included in this set.

The coastal seawatchers group (CvZ), a working group of the Dutch Seabird Group (NZG), has collected data on migrating seabirds along the coast on a highly systematic basis since 1972 (Camphuysen & van Dijk 1983). In this 'seawatching' scheme, ornithologists record seabird passages from fixed sites, scattered along the length of the entire Dutch coast. Seabirds are recorded on an hourly basis and the observer effort (hours observed per day) is exactly known. In all, between 1972 and 2005, total observer effort amounts to nearly 100,000 hours of observation. Seawatchers work through the year, during virtually all weather circumstances, with extra effort in spring and autumn. Since its creation in 1972 the birdwatchers have recorded cetaceans and seals as well as seabirds. As outlined earlier (Camphuysen 1982, Camphuysen 2004a), cetacean sightings were exceptional in the 1970s and early 1980s. Today, sightings of cetaceans, other than harbour porpoises, are still unusual, but certainly more frequent than in the past. 8.5% of the sightings reported in this paper originate from coastal seawatchers ($n=590$). This growing number of cetacean sightings and the parallel increase in general interest in cetaceans within the CvZ, when off-shore surveys became part of its work, provided the

motivation for the establishment of a separate *Marine Mammal Database* by the second author, who still manages that database.

In addition to the coastal work, CvZ has also conducted systematic observations on some offshore platforms. Spring and autumn migration was studied from Meetpost Noordwijk, 10 km off Noordwijk aan Zee (Zuid-Holland) between 1978 and 1984 (1,572 hours of observation; see Camphuysen et al. 1982 for details). Two weeks of observation were conducted in December 1984 and again in January 1985 at gas production platforms K7-FA-1 (53°34'N, 03°18'E) and K8-FA-1 (53°30'N, 03°22'E; Platteeuw et al. 1985). This platform work contributed 0.8% of all sightings ($n=590$).

After initiating the *Marine Mammal Database* other cetacean sightings were included, such as data derived from systematic surveys at sea. Systematic surveys include ship-based seabird surveys under the European Seabirds at Sea programme (ESAS 4.1, international database managed in Aberdeen, UK) in the Dutch sector, most of which are conducted by the Dutch Seabird Group and several research institutes in the Netherlands (mainly by Royal NIOZ and IBNDLO, the latter now renamed Alterra), with the national database currently managed by Royal NIOZ at Texel (SASBASE). SASBASE/ESAS 4.1 data includes observations collected during 186,243 km of voyages in the southern North Sea with a distribution as shown in figure 1. Effort is biased to near-shore waters, but all sectors of the southern North Sea have been frequently visited. Systematic ship-based surveys provide 18.6% of all sightings reported in this paper ($n=590$).

Results from aerial surveys from the Institute for Coastal and Marine Management (RIKZ) monitoring programme, are also included where they have been published or otherwise made available to the database (1984-1999 data; see Baptist (1987) and Witte et al. (1998) for details). The surveys were conducted along a regular flight path, with an even distribution of near-shore and off-shore flights, and throughout the year (bimonthly), but exclusively within the boundaries of the Dutch sector of the southern North Sea. These systematic aerial surveys 1984-1999 provided 17.8% of all sightings reported in this paper ($n=590$).

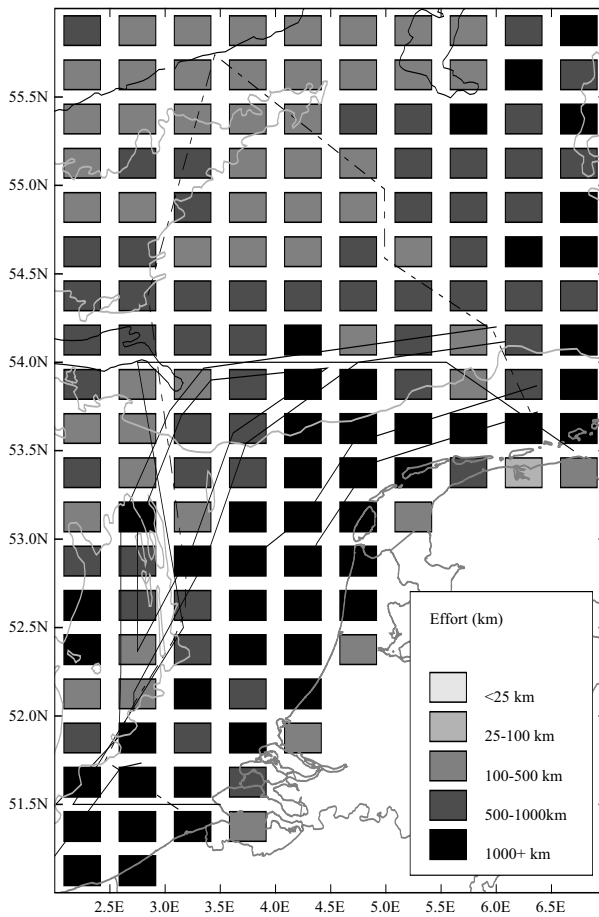


Figure 1. Observer effort (km steamed on effort per 15'N x 30'E rectangle) for ship-based surveys in the southern North Sea, 1985-2005 (ESAS 4.1 and SASBASE 2005 databases).

Validation

The sightings data in the *Marine Mammal Database* have been collected by a variety of observers, from experienced scientists to interested laypeople. Sightings during seabird surveys were collected by professional ornithologists with known experience in identifying cetacean species. Coastal sightings mainly came from CvZ-birdwatchers, many of whom have some experience in recognising cetacean species. The other incidental sightings included in the database came from anglers, birdwatchers, yachtsmen, tourists, oil platform workers, the Royal Dutch Navy and others, people with no or only limited previous experience with cetaceans. In these cases, the database manager tried to obtain photographic evidence or at least a detailed description. If the documentation was

considered insufficient, the record was rejected and listed as 'species unknown' or 'identification not certain'.

Analysis

The database contains 'sightings', i.e. observations of a cetacean or a group of cetaceans swimming together in formation. The information on sightings in the database includes date and time, the number of animals seen, a description of the animals, if available, and the location (geographical position, degrees latitude / longitude). Additional information on direction of movement (if seen from the coast), behaviour, the presence of young animals (calves), visibility, wind direction, sea state, and weather is also

included in the database. When available, pictures are added and all other additional information noted (such as live-strandings or bycatches). Where needed, and allowing for statistical analysis, all information is categorised. In this paper, we refer to sightings (see above) or individuals (all animals seen).

The effect of variable observer effort could only be determined for the data collected during systematic surveys. Published aerial surveys provided sightings collected during a regular, bimonthly flight plan over the Dutch sector of the North Sea, but not beyond (Baptist 1987). Most of the ship-based surveys were

conducted between 1987 and 1994, and these have been irregular since then, with no standardisation in study area in any period. These relatively 'erratic' data have provided numerous sightings and therefore influenced the annual number of sightings in a way that is further explained in the discussion. The coverage of ship-based surveys is indicated in figure 1 (km steamed on effort per 15°N x 30°E rectangle, from ESAS 4.1). To provide an idea of the geographical distribution of records, sightings were counted in 15°N x 30°E rectangles and mapped. On the maps, the number of records of a species was plotted. "Visited rectangles"

Table 2. Cetacean sightings, numbers of animals observed and animals per sighting in the southern North Sea, 1970-2005 (*Marine Mammal Database*). Not corrected for double counts, i.e. animals or groups that were re-sighted at other locations or that stayed as residents.

Cetacean		Sightings	Animals	Animal(s)/sighting
Whale or dolphin		4	4	1.0
Whales				
Whale		11	18	1.6
Large whale		3	3	1.0
Large fin whale	<i>Balaenoptera spec.</i>	6	8	1.3
Fin whale	<i>Balaenoptera physalus</i>	4	4	1.0
Minke whale	<i>Balaenoptera acutorostrata</i>	24	39	1.6
Small whale		10	10	1.0
Humpback whale	<i>Megaptera novaeangliae</i>	4	5	1.3
Sperm whale	<i>Physeter macrocephalus</i>	11	23	2.1
North Atlantic bottlenose whale	<i>Hyperoodon ampullatus</i>	4	4	1.0
Sowerby's whale	<i>Mesoplodon bidens</i>	1	2	2.0
Small whale, large fin		1	1	1.0
Dolphins				
White whale	<i>Delphinapterus leucas</i>	6	6	1.0
Pilot/false killer whale	<i>Globicephala / Pseudorca</i>	1	10	10.0
Long-finned pilot whale	<i>Globicephala melas</i>	11	227	20.6
Unidentified dolphin		105	684	6.5
Patterned dolphin		2	3	1.5
Bottlenose dolphin	<i>Tursiops truncatus</i>	66	400	6.1
Striped dolphin	<i>Stenella coeruleoalba</i>	2	2	1.0
Common dolphin	<i>Delphinus delphis</i>	41	63	1.5
White-beaked/sided dolphin	<i>Lagenorhynchus spec.</i>	20	87	4.4
White-beaked dolphin	<i>Lagenorhynchus albirostris</i>	232	1883	8.1
White-sided dolphin	<i>Lagenorhynchus acutus</i>	12	190	15.8
Risso's dolphin	<i>Grampus griseus</i>	2	3	1.5
Unidentified small cetacean		7	150	21.4
All		590	3829	6.5
Identified genus level		468	2978	6.4
Identified species level		442	2883	6.5



Minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*), Winter-shall A6 Alpha platform, 55°47'N, 03°59'E, 13 May 2001. The characteristic pointed snout and white flipper bands are clearly visible. Photograph: M. Jut.

(rectangles where at least one sighting of a whale, dolphin or harbour porpoise originated from; *Marine Mammal Database* 1970-2005) were indicated with open circles. For the white-beaked dolphin (*Lagenorhynchus albirostris*), a common species, an effort corrected distribution map was also provided, based exclusively on ship-based sightings since 1985 in the southern North Sea.

Finally, seawatching results were backed up by an extensive scheme of systematic counts from coastal sites: varying from 2,000-4,000 hours per annum in the 1970s, 1980s, and early 1990s to 1,500-2,500 hours per annum in more recent years (see Camphuysen 2004a for further details).

Results

Between 1970 and 2005, 3,829 whales and dolphins have been recorded in the southern North Sea (590 sightings), of which 2,883 were identified at the species level (442 sightings), and 2,978 at the genus level (468 sightings; table 2). A total of 14 species were recorded. Of all the animals observed, 117 (3.0%, 79 sightings) were whales (including the beaked whales), 3,708 (96.9%, 507 sightings) were categorised as dolphins (including pilot and white whales) and four were either whales or dolphins (0.1%, 4 sightings). A total of 13 species were reported as incidental sightings, 7 species occurred during coastal seawatching, 5 during ship-based surveys and 4 during aerial surveys (table 1).

The most frequently specifically identified whales,

were minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*) (24 sightings, 39 individuals, 33.3% of recorded whales) and sperm whale (*Physeter macrocephalus*) (11 sightings, 23 individuals, 19.7% of recorded whales). In the dolphin group, the most abundant species were white-beaked dolphin (232 sightings, 1,883 individuals, 50.7% of recorded dolphins), bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) (66 sightings, 400 individuals, 11.6% of recorded dolphins), long-finned pilot whale (*Globicephala melas*) (11 sightings, 227 animals, 6.1% of recorded dolphins), and common dolphin (*Delphinus delphis*) (41 sightings, 63 animals, 1.7% of recorded dolphins). Note that this summary was not corrected for double counts, i.e. animals or groups that were re-sightings at other locations or that stayed as residents.

Baleen whales

A total of ten sightings (twelve individuals) were probably of fin whales (*Balaenoptera physalus*), but only four individuals could be identified with certainty. Two of these were seen in August and in September 1998 along the mainland coast off of Zuid-Holland, one was seen 14 miles off Scheveningen in April 2000 and a fourth individual (12.5 m long) drowned in Sloehaven, Vlissingen, in January 2001 (table 3). Of the probable sightings of large whales or large Balaenopterid whales with characteristics suggesting fin whales, which were mostly referred to as large animals producing vertical blows, the majority were seen off the mainland coast in Zuid-Holland (figure 2a). One large *Balaenoptera* observed in May



Fin whale (*Balaenoptera physalus*), IJmuiden, 52°27'N, 04°30'E, 7 September 1998. The shape of the dorsal fin (falcate rather than concave) is characteristic, while other images show the diagnostic white right lower jaw. Photograph: KNRM / K. Brinkman.

Table 3. Seasonality of sightings of whales in the southern North Sea.

Species	Month											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Balaenoptera physalus</i>	1			1				1	1			
possible <i>Balaenoptera physalus</i>			1		1	1			2			1
<i>Balaenoptera acutorostrata</i>			1	2	6	5	7	1			2	
possible <i>Balaenoptera acutorostrata</i>		1		1		1		1	1	4	1	
<i>Megaptera novaeangliae</i>	(3)											1
<i>Physeter macrocephalus</i>		1		1	1	1					2	4
<i>Hyperoodon ampullatus</i>							1	1	1		1	
<i>Mesoplodon bidens</i>										1		

1987 in the Dogger Bank area was either a sei whale (*Balaenoptera borealis*) or a fin whale.

Most positively identified minke whales were seen in summer (83% April-July, $n=24$ sightings, table 3) and in the northern half of the study area, often even to the north of the Dogger Bank (figure 2b). The largest group, nine individuals together, was seen in the Dogger Bank area in May 1987. Three of these sightings were reported from oil platforms. There were three confirmed coastal sightings, all live-strandings (Groot-Valkenisse - November 1994, Terschelling - March 1998, and Noordwijk aan Zee - April 2001). All three were rather young, circa 4.5 m long, individuals. The first, a severely emaciated young male, died on the beach. The animal found on Terschelling was returned to the sea by rescue workers and nothing was heard of it since. The last whale, washed ashore alive near Noordwijk, was killed on the spot. Other sightings near the Dutch coast were 'possible' minke whales for which the descriptions were incomplete or otherwise unsatisfactory. As such, the map (figure 2b) may overestimate the presence of minke whales in Dutch coastal waters: confirmed records of healthy animals near the Dutch coast have been very rare in the past 35 years.

Two humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) were seen 18 December 2003, a female and calf swimming off the coast of Katwijk and Scheveningen (mainland coast Zuid-Holland). On 20 December, the calf was found freshly dead and severely mutilated (flukes cut off, damaged flipper), apparently after an encounter with fishing gear. The adult was re-sighted on several occasions in January 2004; often as an 'unidentified whale', sometimes as a humpback whale (table 3). Photographs confirmed it was the same indi-

vidual as in December 2003. The four sightings listed in table 2 refer to the same adult humpback whale, which was accompanied by a calf in December 2003.

Sperm whales

Sperm whales have been reported eleven times (23 animals) between 1989 and 2004 (figure 3a). At least eight of these whales were in some kind of trouble or disoriented. A sperm whale sighted near Koksijde (Belgium) in February 1989 washed ashore the next day. Another one in the same shallow area in December 1991 became stuck at low tide, but later freed itself (Van Gompel 1996: 46). Three animals off Ameland in December 2003 were reported as nearly stranded, but backed off in time. An animal in May 2004 off Zeebrugge (Belgium) was clearly sick, with gulls pecking its back, but it did not wash ashore. Finally, in November 2004, two sperm whales washed ashore alive at De Richel (a sandbank south of Vlieland in the Wadden Sea). The animals were successfully set free following concerted action by the local coastguard and lifeboats.

Sightings of animals that were either fit, or did not wash ashore shortly thereafter, were all close to the Dutch and Belgian coasts or within the Westerschelde (a deep inlet in the Delta area). The largest pods involved six individuals seen on 6 April 1993 off Ameland (Dutch Wadden Islands; Camphuysen & Reijnders 1993, Smeenk & Addink 1993) and five individuals seen on 5 December 2000 off Schouwen (Delta area). Solitary sperm whales were seen off Den Helder (November 1997), off Scheveningen (December 2000), near Vlissingen which was followed when it swam to Zeebrugge

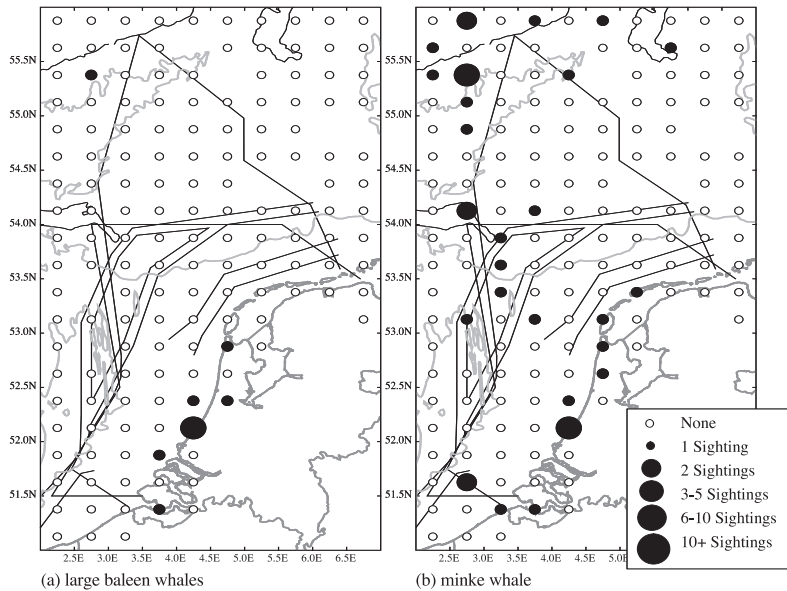


Figure 2. Distribution of reported sightings and live-strandings per 15'N x 30'E rectangle in the southern North Sea. Rectangles for which cetacean sightings of any kind are known are indicated as open circles. Black symbols represent the number of positive sightings (a) for large *Balaenoptera* whales (6 sightings) and fin whales (4 sightings) and (b) for minke whales (24 sightings) and unidentified small whales (10 sightings).

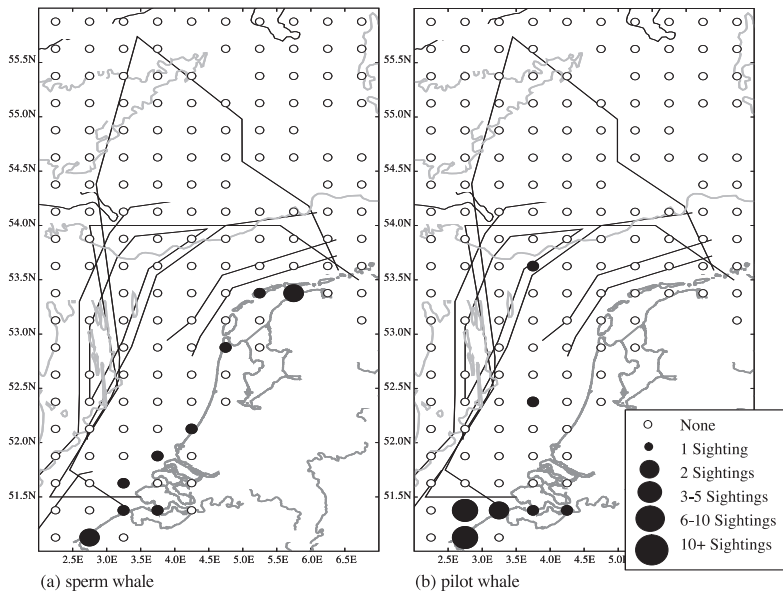


Figure 3. Distribution of reported sightings and live-strandings per 15'N x 30'E rectangle in the southern North Sea. Rectangles for which cetacean sightings of any kind are known are indicated as open circles. Black symbols represent the number of positive sightings (a) for sperm whales (11 sightings) and (b) for pilot whales (11 sightings).

(Belgium; June 2002), and off Westkapelle (July 2002) (table 3).

Beaked whales

Northern bottlenose whales (*Hyperoodon ampullatus*) were sighted four times in Dutch waters (table 3). In September 1984 a live-stranding occurred near the harbour dam of Breskens and the animal died the same day (Meininger et al. 2003). On 15 November 1989, a northern bottlenose whale was seen by seawatchers at Bergen aan Zee (Noord-Holland) swimming in a northerly direction. On 25 July 1990 an adult northern bottlenose whale entered the industrial Sloehaven, Vlissingen. The animal seemed to be in a fairly good condition, but got scratched during its stay in the harbour. The whale left in the evening, moving westwards towards the North Sea (Kastelein & Gerrits 1991). A fourth northern bottlenose whale was observed swimming along the Hondsbossche Zeewering (Noord-Holland) on 25 August 1993. The whale, a female, stranded later that same day a few kilometres further to the south and died (Gronert 1993). Dissection revealed a serious infection of liver and spleen (Smeenk 1993).

Two Sowerby's beaked whales (*Mesoplodon bidens*), an adult female and her calf, died after a live-stranding on the coast at Bredene (Belgium), 9 October 1972 (De Smet 1981) (table 3).

Pilot whales

Long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) have been recorded at least eleven and possibly thirteen times in the southern North Sea (table 4). The most spectacular sightings were circa 175 individuals off Koksijde (Belgium), 15 April 1980, reported as 'black whales' swimming eastwards (Van Gompel 1991: 33), a pod of ten animals off Knokke in December 1980 (not identified with certainty), and two larger groups in September 1988 (30 animals in Zeebrugge and 10 off Koksijde). In October 1987 three pilot whales were seen off Oostende and a clear picture of two animals swimming off the coast near Wenduine, 4 September 1988, was published by Van Gompel (1991: 32). The other reported sightings concern solitary animals. Apart from one record of a pilot whale off

Scheveningen (May 2004), only one sighting is known further to the north (figure 3b): two pilot whales were sighted at Botney Grounds on 9 December 1984 during an aerial survey (Baptist 1987).

It is possible that a pod of 19 'small whales' off Wenduine (Belgium) on 20 June 1975 (Van Gompel 1991: 33) were also pilot whales, but in the absence of any kind of description, this record was not verified.

Belugas

Between 1981 and 1989 the beluga (*Delphinapterus leucas*) has been recorded on six occasions (table 4). In January 1981 one was seen in the River Schelde near Zandvlietsluis (Belgium) (Meininger et al. 2003). In November 1983 a solitary animal was seen in the Eems Dollard. In March 1984 three sightings of an adult beluga were recorded within ten days, in a narrow range off the coast of Belgium. These most likely involved the same animal (Vedder 1984). In November 1989 a solitary animal was seen off the coast of Belgium.

Dolphins

There have been a total of 114 sightings involving 'dolphins' of any kind, but without an adequate description (table 4). Of these, 22 sightings (32 animals) were reported as bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) during aerial surveys, but in the absence of co-observers and convincing documentation such as photographs, these records are treated as 'unidentified dolphins' in the present analysis. Of the more spectacular sightings of unidentified dolphins are 'hundreds' of (listed as 200) dolphins on 7 June 2004 just south of the Outer Silver Pit, about 100 individuals 8 km north of Terschelling on 19 June 1985, 50 off Walcheren on 30 March 1990, 30 in the Helder Gas field on 16 February 1988, and 25-30 nautical miles off of Scheveningen on 8 February 2005. A sighting of 15 unidentified dolphins off Scheveningen in May 2004 is of interest because a pilot whale was seen to approach and join the dolphins.

Properly documented bottlenose dolphin sightings include some repeat sightings of a resident individual at Brouwersdam (Delta area; twelve reports of the

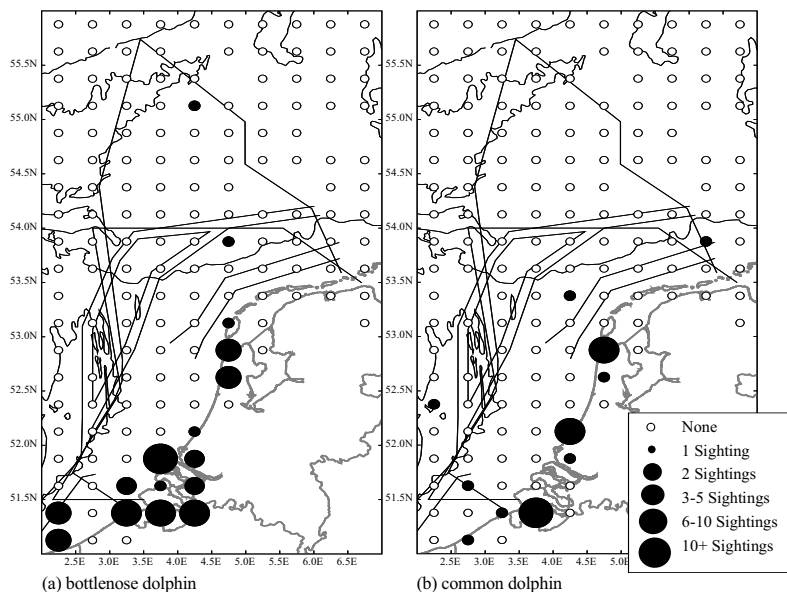


Figure 4. Distribution of reported sightings and live-strandings per 15'N x 30'E rectangle in the southern North Sea. Rectangles for which cetacean sightings of any kind are known are indicated as open circles. Black symbols represent the number of positive sightings (a) bottlenose dolphins (88 sightings) and (b) common dolphins (41 sightings).

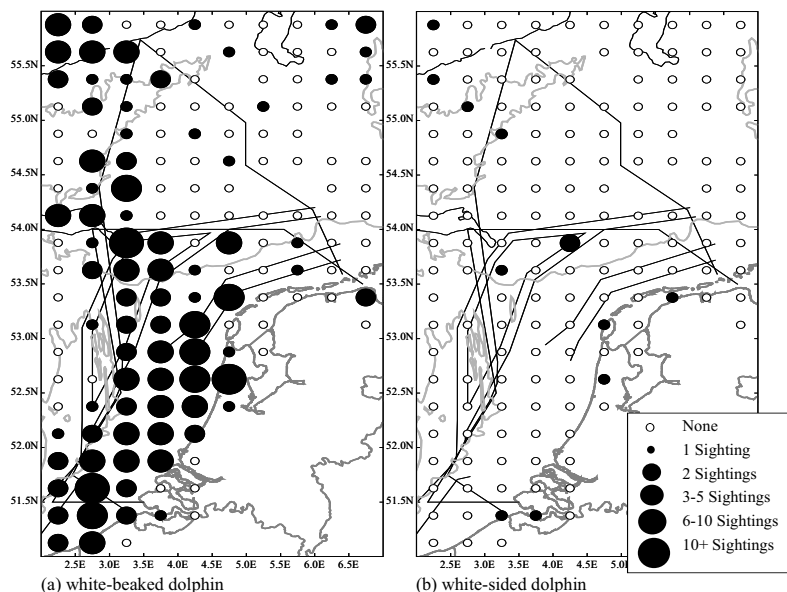


Figure 5. Distribution of reported sightings and live-strandings per 15'N x 30'E rectangle in the southern North Sea. Rectangles for which cetacean sightings of any kind are known are indicated as open circles. Black symbols represent the number of positive sightings (a) white-beaked dolphins (232 sightings) and (b) white-sided dolphins (12 sightings).

Table 4. Seasonality of sightings of dolphins (including pilot and white whales) in the southern North Sea.

Species	Month											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Globicephala/Pseudorca</i> ('blackfish')											1	1
<i>Globicephala melas</i>	1			1	2			1	2	2	1	1
<i>Delphinapterus leucas</i>	1		3								2	
unidentified dolphins	11	12	6	7	4	26	6	15	3	7	7	10
<i>Tursiops truncatus</i>	1	2	3	4	2	5	1	3	9	5	5	26
<i>Stenella coeruleoalba</i>											2	
<i>Delphinus delphis</i>	9	9	3	4	1	1	1	1	2	1	4	5
<i>Lagenorhynchus spec.</i>	2	1	4	2	3	2	2		1	1		2
<i>Lagenorhynchus albirostris</i>	11	11	23	33	27	23	15	11	5	17	24	32
<i>Lagenorhynchus acutus</i>	1	2	2	1				2				4

same individual, at least once a month between July 1990 and April 1991), repeated sightings of an animal named 'Dony', travelling through the Delta area and visiting harbours in the Netherlands and Belgium (an inquisitive dolphin known from British and French harbours; 28 reports of the same individual between Dunkerque, Antwerp, Dinteloord and Stellendam, between November-December 2002), and repeated sightings of what were probably parts of the same (large) school in August and September 2004 (one report in August, six reports in September). Between April and June 1995, there were repeated sightings (3 reported) of a presumed bottlenose dolphin in the Westerschelde, between Breskens and Baasrode.

As a result of the repeated sightings, both the map (figure 4a) and the seasonal pattern are heavily biased. There are very few documented offshore sightings in the southern North Sea (except the records during aerial surveys, mentioned earlier), and relatively more reports in the Delta area, off the Belgian coast and along the mainland coast of Noord-Holland. The most spectacular sightings in recent years were schools of between 40 and 100 bottlenose dolphins observed, filmed and photographed between Texel and the Noord-Holland mainland, entering the western Wadden Sea as far as the Afsluitdijk near Friesland in August 2004, and briefly visiting the same area in September 2004. The estimates, ranging from 40 to over 100 individuals, should be viewed with some scepticism, but an accurate count at one of the sea-watching sites revealed that indeed at least 54 individuals were involved (Nick van der Ham, Camperduin, September 2004). What may have been smaller parts

of the same school were seen in Germany (River Elbe) and Belgium (off Oostdijk) in the same period.

Striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*) were reported only twice and both reports involved live-strandings (5 November 1999 near Ter Heijde, 14 November 2004 at Brouwersdam).

There have been 41 reported sightings of common dolphins (*Delphinus delphis*), but these refer to at most 22 individuals (table 4). In January and February 1999 there were 10 reported sightings of two common dolphins in Scheveningen (usually in the vicinity of buoys). Between December 2001 and April 2003 there were 17 reported sightings of a solitary dolphin that took residence in the western part of the Westerschelde, and was predictably seen near a large buoy (MG17) in that area. There were six sightings of a solitary common dolphin in the Marsdiep area, between Texel and Den Helder, in November-December 2004 (often, again, close to small buoys). Thus, the three prominent clusters of sightings of common dolphins (figure 4b) were the result of these resident or semi-resident individuals. One unusual record involved two individuals that had entered the Rotterdam 7th Petrol harbour (12 January 1997). The other records are of properly described individuals, seen at sea or from the coast, including a group of ten, north of Westhinder on 30 March 1990. Solitary individuals feeding off Camperduin (29 September 2001) and seen from Koksijde (17 February 2002) may in fact have referred to the same individual that stayed in Westerschelde for about a year and a half before it was found dead.

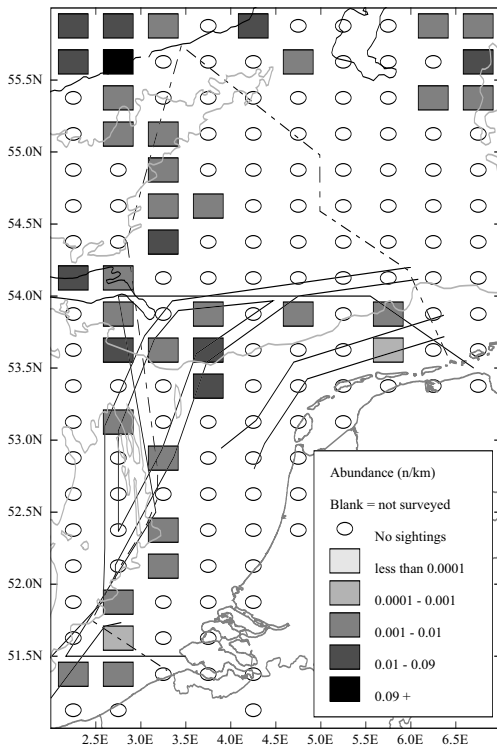


Figure 6. Effort corrected sightings of white-beaked dolphins during ship-based surveys per 15'N x 30'E rectangle in the southern North Sea. Surveyed rectangles are indicated as open circles, shaded squares represent positive sightings (number of dolphins per km surveyed; ESAS 4.1/SASBASE database 1985-2005).

The most frequently encountered species was the white-beaked dolphin (*Lagenorhynchus albirostris*), with 232 sightings (1,883 individuals), i.e. 39.3% of all sightings of cetaceans in the southern North Sea excluding harbour porpoises (table 4). Note that with 1,883 recorded individuals, 65.3% of all specifically identified cetaceans (apart from harbour porpoises) were white-beaked dolphins. Group size was highly variable, ranging from one single individual to circa 250 animals in a single aggregation, with an average ($\pm$ SE) group size of 8.1 ± 1.2 . The size distribution of these groups is as follows: 145 pods (62.5%, $n=232$) consisted of between 1 and 4 animals (total 380 individuals); 70 pods (30.2%) consisted of between 5 and 24 animals (575 individuals in all), and only 17 groups (7.3%) contained 25 or more animals (928 individuals in all). Large pods were seen during an aerial survey off the mainland coast of Zuid-Holland, 10 December 1992 (250 individuals), from a fishing vessel off Noorderhaaks near Texel, 31 March 1990 (100 individuals), and again during an aerial survey but in the NE of the Dutch sector on 2 June 1987 (80 individuals). Several pods of between 30 and 50 dolphins were seen west of Texel and Den Helder, often by anglers fishing there from stationary small speedboats (9 December 1992, 10 December 1992, 10 January 1999, 26 April 2000, and 19 April 2002). White-beaked dolphins often approached these boats and could be seen, photographed or filmed at very close range. One sight-

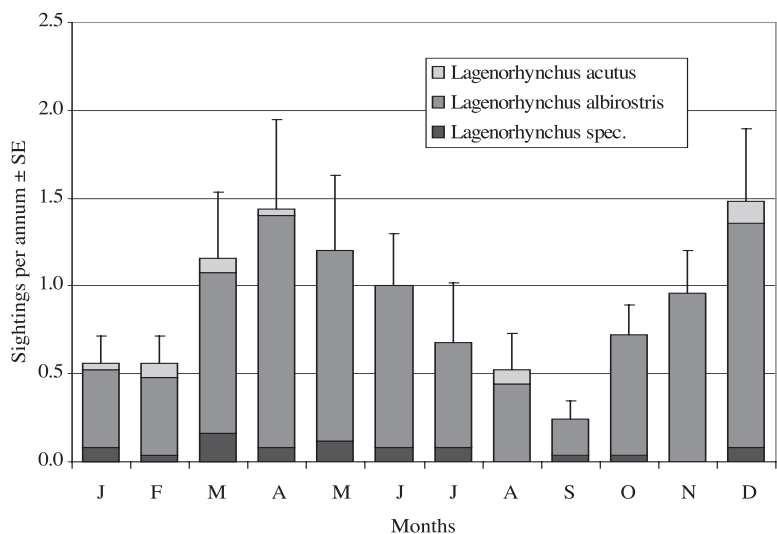


Figure 7. Seasonal pattern in reported sightings of *Lagenorhynchus* dolphins in the southern North Sea, 1981-2005. Showing the mean monthly number of sightings per annum $\pm$ SE.

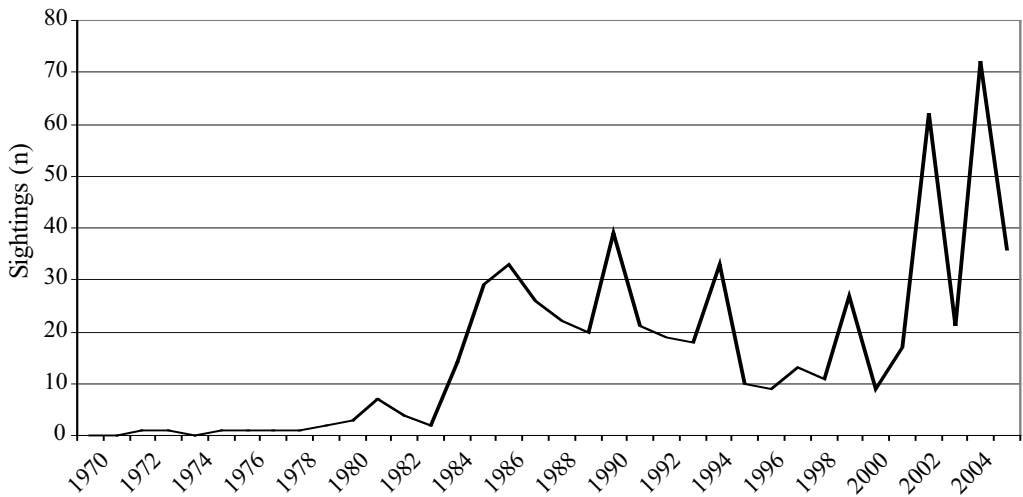


Figure 8. Sightings of whales and dolphins in the southern North Sea, Marine Mammal database 1970-2005.

ing involved a mixed school of white-beaked (40) and white-sided dolphins (80) at the Botney Grounds and was seen by birdwatchers temporarily stationed at a gas production platform on 11 December 1984 (Haase 1987).

From the map (figure 5a), it appears that white-beaked dolphin sightings came mostly from waters immediately around the Dogger Bank in the north,

with frequent sightings between the Outer Silver Pit, the mainland coast of Noord-Holland, de Bruine Bank (Brown Ridge) in the central Southern Bight and waters in the Northern Channel. Ship-based surveys suggest a clear “offshore” distribution of sightings (figure 6), with frequent encounters in the central Southern Bight ($51^{\circ}25'-54^{\circ}N$, $2^{\circ}30'-3^{\circ}30'E$), rather than close to the shore. Incidental sightings have largely filled the

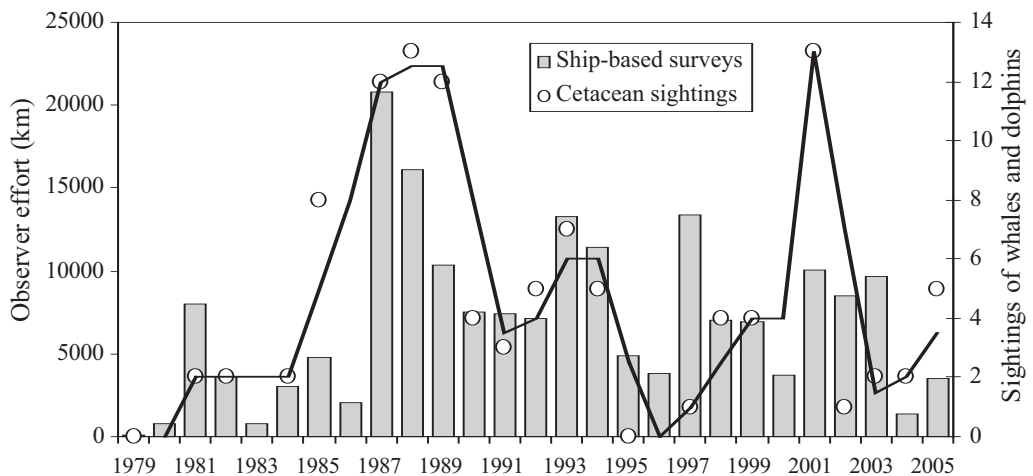


Figure 9. Ship-based seabird surveys in the southern North Sea: variability in observer effort (km steamed on effort, black bars) and sightings of whales and dolphins, 1979-2005 (white dots). The line shows the running mean of sightings per annum (based on a two year period).

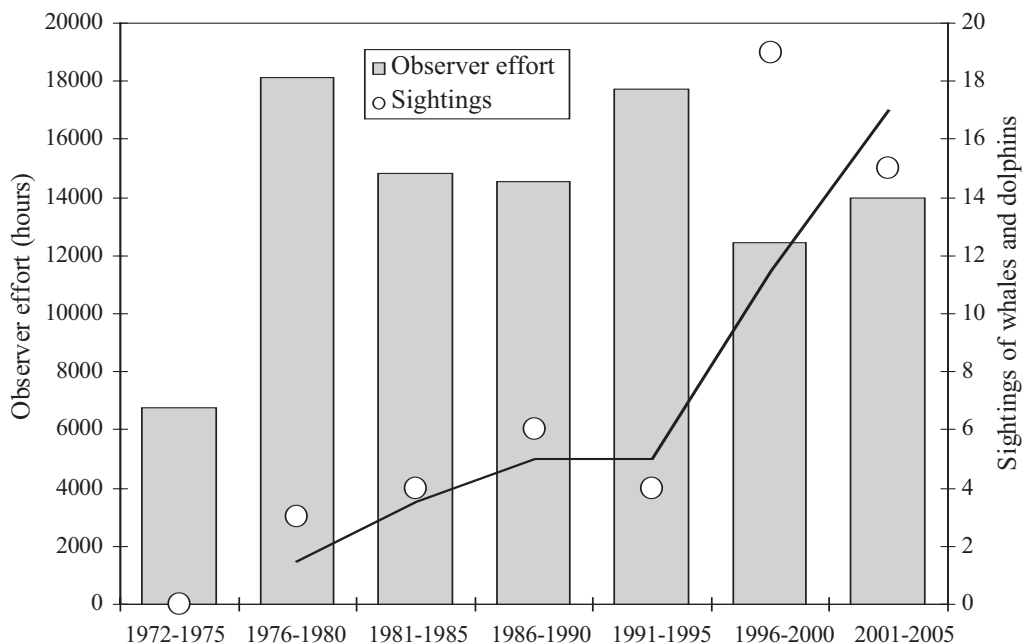


Figure 10. Seawatching in the Netherlands: observer effort (hours observed; black bars) and sightings of whales and dolphins, 1972-2005 (white dots). The line shows the running mean of sightings per period (based on a two year period).

gap between the central Southern Bight and the shore (figure 5a), but it should be noted that the majority of reports stems from yachts, off-effort research vessels and other boats working at least 10 km from the coast. The seasonal pattern in reported sightings is clearly bimodal, with peaks in sightings in late-spring (March-May) and mid-winter (December) (table 4; figure 7). This pattern does not correspond with seasonal fluctuations of observer effort.

White-sided dolphins (*Lagenorhynchus acutus*) have been recorded on twelve occasions (figure 5b). One sighting was mentioned earlier (mixed school with 80 white-sided dolphins at Botney Grounds, 11 December 1984; Haase 1987), one sighting comprised a group of circa 100 animals, seen 1 August 1988 at the Dogger Bank and this school also contained circa 20 white-beaked dolphins (de Boer 1989). The other records were of solitary individuals seen during aerial surveys ($n=5$) and several live-strandings (Breskens 1973, Texel 1985, Ameland 1999, and Knokke 1999). One individual seen at Camperduin on 28 February 1997 was apparently sick, although no strandings have

been reported associated with this record. There are two records of white-sided dolphins in August, both in the northern extreme end of the study area. All other records were in winter (December-April) (table 4).

There have been two possible sightings of Risso's dolphins (*Grampus griseus*), but the descriptions of the observations were essentially incomplete. With only five documented strandings of Risso's dolphins in the Netherlands since 1895 (van Deinse 1931, van Deinse 1961, Husson & van Bree 1972, Husson & van Bree 1976), these records need to be viewed critically and probably rejected.

Temporal trends

The temporal analysis of the cetacean sightings suggests an increase in the number of sightings in the southern North Sea between 1970 and 2005 (figure 8). The increase started in the early 1980s, but this coincided with the start of offshore surveys in the area (Baptist 1987, Camphuysen & Leopold 1994). Incidental reports gradually increased from 0.5 per



Humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) off Katwijk aan Zee, 52°06'N, 04°09'E, 18 December 2003, mother and calf. The hump in front of the round dorsal fin is characteristic. This is the calf that stranded a few days later. Photograph: KNRM.

annum between 1970-1979 (or once every two years), to 3.8 per annum between 1980-1989, 9.0 per annum between 1990-1999 and 27.8 per annum between 2000-2005. Interpreting this trend is problematic, for it could just as well be a social artefact, solely reflecting an increase in the general (public) interest in marine mammals in the Netherlands. Results from systematic surveys (i.e. all available ship-based surveys and published aerial surveys) made the largest contribution to the database between 1984 and 2003, creating a 'hump' in an otherwise gradually increasing trend. This 'hump' is entirely the result of fluctuations in observer effort, related to ship-based surveys at sea in the area (figure 9). Only a fairly short period of results of aerial surveys was covered in publications and therefore available.

Results from seawatchers are more consistent, and here observer effort can be fully taken into account. The data collected from coastal sites suggest an increase in whales and dolphins in the late 1990s and early 21st century (figure 10). Unfortunately, the number of sightings by seawatchers is rather small. Therefore these data cannot be seen as a proof that the frequency of occurrence of cetaceans in the southern North Sea is indeed rising as a whole.

Discussion

The harbour porpoise and bottlenose dolphin were traditionally considered the only indigenous cetaceans in

Dutch waters (IJsseling & Scheygrond 1943). Both species declined and almost disappeared in the southern North Sea in the early 1960s and cetaceans of any kind were very rare in the 1960s and 1970s (Camphuysen 1982, Smeenk 1987, Bakker & Smeenk 1987, Bakker & Smeenk 1990). Uncertainties about the current status of either species resulted in the *Red data book of threatened mammals in the Netherlands* (Hollander & Van der Reest 1994) listing porpoises as 'seriously threatened' and bottlenose dolphins as 'extinct in the Netherlands'. The same publication only briefly mentioned white-beaked dolphins in an appendix as 'not-selected indigenous mammals'. Neither whales nor dolphins were included in the *Atlas of Mammals in the Netherlands* (Broekhuizen et al. 1992). We turn now to briefly discuss the listed whales and dolphins in the context of their distribution and status in the North Sea and in the northeast Atlantic, and compare the data for sightings and strandings.

Baleen whales

Large baleen whales are oceanic and typically rare in the North Sea (Reid et al. 2003). Fin whales are distributed mainly along, or beyond, the 500 m depth contour and are thought to migrate between arctic regions and warmer waters along the shelf edge to the west of Britain and Ireland. In the northern North Sea, there have been some recent sightings of fin whales (Camphuysen & Winter 1995, Camphuysen 1998),

but otherwise both strandings data and sightings records around the North Sea suggest that the species is rare (Meyer 1994, Kinze 1995, Evans et al. 2003). Four fin whales (1998, 2001, and two in 2004) and three sei whales (1972, 1986, and 2005) were washed ashore in the Netherlands in the period under consideration. With the sightings of large Balaenopterids in the southern North Sea, these events suggest that very small numbers migrate through the area, possibly towards the Channel and on to the Atlantic Ocean. The clustering of sightings near the shore (figure 2a) is an effort effect, and we may expect future sightings in deeper parts of the southern North Sea if fin whales are truly (rare) passage migrants in the area.

Minke whales are among the most common and widely distributed of all cetaceans in the North Sea (Reid et al. 2003, Camphuysen 2004b). In the southern North Sea, however, very few confirmed sightings have been collected, except north of 54°N latitude in summer. Minke whales occur throughout the northern and central North Sea, as far south as the Yorkshire coast, but are relatively scarce in the east (Skagerrak, Danish waters and the German Bight). In general they prefer coastal, relatively shallow waters. Although the species occurs all year-round on the north-west continental shelf, most encounters were in summer (July–September, Reid et al. 2003). Only ten minke whales have been washed ashore in the Netherlands since 1970 (0.3 annum⁻¹) and minke whales are rare in the eastern Channel. There is apparently no frequent exchange between minke whales in the Celtic Sea and western Channel and those along the English and Scottish east coast through the southern North Sea. Incidental sightings from platforms and ships in the northern part of the study area, coupled with abundant sightings just to the north and northwest of the Dogger Bank, suggest that more sightings of minke whales in Dutch waters may be due to more systematic effort in the relevant appropriate areas (>54°N latitude, <4°E longitude).

Humpback whales are rare within the North Sea, but there have been signs of an increase in British and Irish waters since 1980 (Evans et al. 2003). Recent sightings have been concentrated in three main regions: Shetlands to eastern Scotland, south-west Scotland and the Irish Sea, and southern Ireland south to Cornwall (Evans et al. 2003). The sightings report-

ed in this paper coincided with strandings of humpback whales at Maasvlakte in October 2003 (Smeenk et al. 2003) and at Vlieland in June 2004, which provided the first four ever recorded humpback whales in the Netherlands. It is highly interesting, however, to note that one adult humpback spent at least several months feeding off the Dutch mainland coast in winter (despite the loss of its calf). In recent years (2004–2006) wintering concentrations of piscivorous seabirds and marine mammals (notably harbour porpoises and two species of seals Pinnipedia) along the mainland coast of Noord- and Zuid-Holland have increased markedly, apparently attracted by large concentrations of herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*) (RIVO, Alterra, and Royal NIOZ, unpublished data). This suggests that foraging conditions for large baleen whales may also have improved during this time.

Sperm whales

Sperm whales have a worldwide distribution in tropical, temperate and subarctic seas, but typically occur in deep waters (generally beyond the 1000 m depth isobath (Reeves et al. 2002, Evans et al. 2003). Male sperm whales occur off the coast of northwest Europe, mainly west of the British Isles, around the shelf break and beyond (Reid et al. 2003). Strandings of sperm whales are not rare on Dutch coasts, with the oldest known strandings dating back to 1255, with at least 61 strandings recorded since. In the late 1980s and early 1990s, the frequency of sperm whale strandings in the northeast Atlantic apparently increased. Berrow et al. (1993) has reported a gradual increase in both sightings and strandings around the British Isles since the 1970s, but strandings along the Norwegian coast peaked in 1988 (27 strandings, 9 corpses afloat; Christensen 1990) and 1990 (circa 20 strandings; Camphuysen 1996). A group of eleven sperm whales were stranded in Orkney in 1994, and smaller groups were reported from Belgium and the Netherlands (Addink 1994, Evans 1994, Jacques & Lambertsen 1997). Mass-strandings have also occurred in Denmark and Germany (Kinze 1995, Kompanje & Remmer 1995, Kinze et al. 1998, Santos et al. 1999, Kinze et al. 2003). Live-strandings in the southern North Sea occur periodically and have an invasive

character, as noted in earlier centuries (Sliggers & Wertheim 1992). The 1990s and early 21st century saw such a phase of frequent strandings throughout the North Sea, this following a period of more than a century with rather fewer records. The cause of these 'influxes' has not yet been properly explained (Camphuysen 1996). The sightings of unfit individuals and near-live-strandings listed in this paper fit the pattern: all the animals were recorded after 1989, when the increase in strandings in northwest Europe began. There were 16 reported strandings in the Netherlands in the period concerned here, of which, 14 occurred since 1990. Our data also indicate that sperm whales are not necessarily doomed when entering the shallow waters of the southern North Sea. Several pods and solitary animals were seen that were apparently able to leave the area without running aground.

Beaked whales

Beaked whales (Ziphiidae) are deep-water cetaceans that typically occur in waters of at least 1000 m depth. Most sightings come from the Greenland and Norwegian seas, north and west of Scotland, and in deep canyons in the southern Bay of Biscay (Weir 2001, Reid et al. 2003). Sowerby's beaked whales are very difficult to identify at sea and are therefore are mostly known from strandings. A high percentage of all the Ziphiids found in the Netherlands (including historical strandings) was still alive when found, and several were pregnant adult females that gave birth prior to or during the stranding. These and other observations suggest that beaked whales in the southern North Sea are typically in distress. As with sperm whales, they almost certainly cannot forage and feed in these shallow seas. Since 1970, five Sowerby's beaked whales, three bottlenose whales and a single (pregnant) Blainville's beaked whale (*Mesoplodon densirostris*) were found.

Pilot whales

Long-finned pilot whales are common in deep waters to the west of the British Isles, around the Faeroes and in the Bay of Biscay (Evans et al. 2003, Reid et al. 2003). There have been numerous sightings from the

Channel area, including the Straits of Dover (van Franeker et al. 1987, Kiszka et al. 2004). Long-finned pilot whales are rare further to the north, as the present review indicates. There is a discrepancy between the analysis of Reid et al. (2003) and Evans et al. (2003) over the status of long-finned pilot whales off the east coast of Scotland. The former group of authors suggests that pilot whales are very rare within the North Sea (except in the Norwegian Deep and around the Shetlands), while the latter suggest that pilot whales are common in Orkney, in the Moray Firth and off Aberdeenshire. Recent extensive ship-based surveys in these waters have demonstrated that pilot whales are rare in the northwest North Sea, certainly in summer (Camphuysen et al. 2006). As such, movements between the Channel and the central or northern North Sea are unlikely to happen and an absence of pilot whales in the shallow waters of the southern North Sea seems logical. The cluster of sightings off the Belgian coast indicates the northern boundary of pilot whales within the Channel area. Since 1970, nine pilot whales have been washed ashore in the Netherlands, but only one since 1990. Several of the carcasses were long dead and badly decomposed, indicative of a prolonged period afloat at sea.

Beluga

The beluga is normally restricted to Arctic and sub-Arctic seas (Reid et al. 2003), but some animals have been known to wander and reach low latitudes on the European west coast. Slijper (1967) reported that during 1964–1966 an unusually large number of white whales were sighted along the Swedish and Scottish coasts and in the Baltic (see also Jensen et al. 1987). The species habitually enters estuaries and river mouths in summer (Lukin & Vasil'ev 2004). On 15 May 1966 a beluga entered the River Rhine, where it stayed until 16 June (Slijper 1967, Gewalt 1967, Peet et al. 1992). The sightings in the *Marine Mammal Database* are amongst the furthest south of any sighting of belugas within Europe. While there are several (recent) sightings in the southern North Sea, there is only a single account of a stranded beluga in the Netherlands (some bones found in 1919 in IJmuiden; van Deinsse & Junge 1945).



White-beaked dolphin (*Lagenorhynchus albirostris*), near Noord-Hinder, 51°59'N, 02°19'E, seen from yacht X&triek, 19 May 2004. The tall, concave dorsal fin is characteristic for this species. *Photograph: K. Reurekas.*

Dolphins

Bottlenose dolphins are widely distributed in tropical and temperate seas throughout the world. In Europe, the species is locally common in coastal areas, where it frequents river mouths, bays and estuaries. In Britain and Ireland, several fairly isolated, resident populations are found, with examples in Galway Bay and the Shannon Estuary (western Ireland), Moray Firth and further south to the Firth of Forth (eastern Scotland), Cardigan Bay (Wales, Irish Sea), and in the western half of the English Channel (Parsons et al. 2002, Stockin & Weir 2002, Evans et al. 2003, Kiszka et al. 2004). An offshore type of bottlenose dolphin occurs along the shelf edge, often in association with long-finned pilot whales (Evans et al. 2003, Reid et al. 2003). The confirmed sightings in the southern North Sea are all rather southerly, suggesting a connection with stocks in the Channel area. For stragglers such as 'Dony', the area of origin is indeed the Channel, but

for large groups such as those observed in August and September 2004, it is unclear if there would be enough dolphins in the Channel area alone to form a travelling aggregation and trigger an influx such as witnessed in the Wadden Sea. A journey by a large number of Scottish dolphins into the southern North Sea is even more unlikely, however, and an aggregation of over 50 bottlenose dolphins would have meant that a substantial number of the dolphins of East Scotland would have travelled into the southern North Sea (Hammond & Thompson 1991, Sini et al. 2005, Stockin et al. 2006). Scottish bottlenose dolphins frequently occur in river mouths and between harbour breakwaters. Similarly, most confirmed sightings of bottlenose dolphins were near-shore events, with the large school(s) in 2004 penetrating the western Wadden Sea, as in the 1940s and 1950s when the species was a common resident. Offshore sightings, anywhere in the North Sea, are suspect (cf. Reid et al. 2003).

Table 5. Sightings and individuals observed in the southern North Sea and individuals found stranded in the Netherlands between 1970 and 2005. Stranding data from: Husson & van Bree 1972, Husson & van Bree 1976, van Bree & Husson 1974, van Bree & Smeenk 1978, van Bree & Smeenk 1982, Smeenk 1986, Smeenk 1989, Smeenk 1992, Smeenk 1995, Smeenk 2003, and unpublished material from the *Naturalis* strandings network.

Group	Sightings		Individuals		Strandings	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Baleen whales	48	1.0	66	0.5	20	1.0
Sperm whales	11	0.2	23	0.2	16	0.8
Beaked, white, and pilot whales	24	0.5	250	2.0	18	0.9
Unidentified dolphins	114	2.5	837	6.6	23	1.1
Bottlenose dolphins	66	1.4	400	3.2	21	1.0
Common and striped dolphins	43	0.9	65	0.5	11	0.5
White-beaked and white-sided dolphins	264	5.7	2160	17.0	171	8.5
Harbour porpoises	4046	87.3	8841	69.8	1735	86.0
Unidentified and others	20	0.4	28	0.2	2	0.1
Total	4636		12670		2017	

Striped dolphins are a tropical, subtropical and warm temperate oceanic species, mostly occurring well beyond the continental shelf with depths of 1,000 m or more. The southern half of the Bay of Biscay can be seen as the northern edge of their regular distribution area (Reeves et al. 2002). The southern North Sea is clearly beyond the area where this species is abundant, and striped dolphins can therefore expected to be rare, as this study found.

Common dolphins are an oceanic species common in shelf-edge waters of tropical, subtropical and temperate seas (Reeves et al. 2002, Evans et al. 2003). They are abundant and widely distributed in the eastern North Atlantic, reaching Scottish and occasionally Icelandic waters in exceptional cases. Common dolphins occur mostly along or beyond the 200 m isobath (mainly 200-500 m). The species can be common between May and October in the western half of the English Channel and the southern Irish Sea. In some years, it may occur further north and east into the northern North Sea (Evans et al. 2003). It is generally rare in the central and southern North Sea and eastern portion of the English Channel (Reid et al. 2003). Our data and other sightings during ship-based surveys elsewhere in the central North Sea confirm that small schools occasionally penetrate into the Southern Bight. The core distribution area of common dolphins is quite westerly, however, suggesting that their occurrence is restricted to straggling individuals or small

schools. The close association with metal buoys, as observed in several of the (semi-)resident individuals in Dutch coastal waters in recent years (Camphuysen 2004c), has also been found in Danish waters (Jensen & Kinze 2005). Observations of the behaviour of these solitary animals suggest that the normally highly social dolphins seek some kind of “feeling of security” near these objects. There are only five recent strandings in the Netherlands, including a stranding of the individual that was associated for many months with a buoy in the Westerschelde (Delta area). Common dolphins were considerably more abundant in the North Sea in the 1930s-1950s, at the end of the 1850-1950 Atlantic climatic amelioration (Burton 1995), when dozens of animals washed ashore (at least 63 were recorded in the Netherlands). There were, and are, very few confirmed sightings near our coast, however, except from solitary individuals with rather strange behaviour.

White-beaked dolphins are restricted to temperate and sub-arctic seas of the North Atlantic, covering large parts of the northern European continental shelf (mainly in waters of 50-100 m depth, and almost entirely within the 200 m depth contour; Northridge et al. 1995, Northridge et al. 1997, Evans et al. 2003). The species is abundant in the central and northern North Sea across to northwest Scotland (particularly the north Minch and western Sea of Hebrides). Their occurrence in the southern North Sea has invasive

Table 6. Proposed status of cetaceans in the Netherlands, based on the frequency of strandings and sightings reported between 1970 and 2005. Figures between parentheses show the number of years in which the species was represented.

<i>Status:</i>	Resident or annual visitor	Regular visitor or passage migrant	Irregular visitor	Vagrant
<i>Number of years found or observed in:</i>	≥ 32 years;	18-31 years	4-17 years	<4 years
<i>Percentage of years found or observed in:</i>	>90%	50-90%	10-50%	<10%
<i>Species:</i>	White-beaked dolphin (34) Harbour porpoise (36)	Bottlenose dolphin (23)	Fin whale (9) Minke whale (16) Sperm whale (13) Sowerby's beaked whale (6) Long-finned pilot whale (16) White whale (4) Bottlenose whale (4) Striped dolphin (6) Common dolphin (11) White-sided dolphin (11)	Sei whale (3) Humpback whale (2) Risso's dolphin (3) Blainville's beaked whale (1)
<i>Number of species:</i>	2	1	10	4

characteristics, with periods of an apparent absence alternating with periods of frequent sightings. The bimodal seasonal pattern is intriguing, but cannot be validated in the absence of sufficient, effort-corrected data. This is also true of the distribution pattern, with a near-absence in the northeastern part of the study area. Future, systematic, investigations are required to learn more about the habitat requirements and fluctuations in abundance of this common and currently clearly indigenous species (adults as well as young calves are frequently seen in Dutch waters, suggesting the presence of a breeding population). For seawatchers, sightings of white-beaked dolphins are still highly exceptional, underpinning the fact that this is an off-shore species that avoids the shallow waters close to our coast. In Scotland, with deeper waters along the coast, records of white-beaked dolphins from vantage points along the shore are common. Ship-based and aerial survey results suggest a truly offshore distribution (figure 6), and the fact that incidental sightings have 'filled in' the area between the Brown Ridge (Bruine Bank) in the central Southern Bight and the Dutch coast (figure 7) suggests that the animals visit near-shore waters, but only briefly.

White-sided dolphins are widely distributed off-

shore, mainly around 100-300 m depth and in deeper waters of temperate and sub-arctic seas in the North Atlantic. They are common around the Hebrides and Orkney and Shetland, in the northern and central North Sea and in the Norwegian Sea. The species also occurs regularly off southwest Ireland, occasionally entering the southern Irish Sea, and the English Channel (Evans et al. 2003, Reid et al. 2003). Some large pods have been seen in the southern North Sea, but otherwise, the white-sided dolphin was generally very rare.

Sightings versus strandings

The white-beaked dolphin is, together with the harbour porpoise (Camphuysen 2004a), the most frequently encountered cetacean in the southern North Sea. *Lagenorhynchus* dolphins comprised 5.7% of the sightings ($n=4,636$ including harbour porpoises), and 17.0% of the individuals ($n=12,670$) observed. The harbour porpoise, not covered in the present paper, was represented in 87.3% of all sightings (69.8% of the individuals observed). These figures correspond very well with strandings data: between 1970 and 2005 8.5% of the animals found ashore were

Lagenorhynchus dolphins and 86.0% were porpoises (table 5). Baleen and sperm whales were slightly less often observed than expected from strandings data. There were, however, considerable differences between the number of sightings and strandings of bottlenose dolphins in the southern North Sea. Between 1972 and 1983, with an intact strandings network (co-ordinated efforts to record strandings and sufficient active volunteers), bottlenose dolphins were found at least annually, but since 1991 only a single corpse has been found. Between 1972 and 1983 we know of sightings in only two years, while between 1987 and 2005 there are sightings in eleven out of 19 years (60%). This discrepancy between sightings and strandings data is difficult to explain, but suggests that the dolphins that do occur here are in good condition.

Status

Apart from the harbour porpoise, only four species have been seen in numbers exceeding 100 animals since 1970: long-finned pilot whale, bottlenose dolphin, white-beaked dolphin and white-sided dolphin. For at least two species, long-finned pilot whale and white-sided dolphin, very few sightings of sometimes particularly large numbers have contributed to this result. The common dolphin would be third in the ranking of the highest number of sightings of specifically identified cetaceans (41 records), but due to repeated sightings of resident individuals, these sightings refer to, at best, 22 different individuals.

In an attempt to evaluate the status of all cetaceans recorded in the southern North Sea, we have ranked species according to the frequency of occurrence between 1970 and 2005 from sightings and strandings data (table 6). The occurrence in any of the 36 years spanning this period was counted, and animals that were represented either alive or dead on the beach in at least 32 years (90% of the entire period) were listed as "*Residents or annual visitors*" (i.e. indigenous species according to current data). Only two species qualified as residents according to these criteria: harbour porpoises and white-beaked dolphins. Both species occur year-round, albeit in highly variable numbers in the southern North Sea and their relative abundance in recent years is such that a status as (common) residents seems an acceptable conclusion. Small

calves have been seen at sea and have been found washed ashore, suggesting that both species reproduce within or in the immediate vicinity of the southern North Sea.

Perhaps rather arbitrarily, we ranked animals that were seen in 18-32 out of the 36 years of study (50-90%) as '*regular visitors or passage migrants*', animals that were recorded in at least four, but less than 18 years (10-50%) as '*irregular visitors*', and species that occurred in less than four out of 36 seasons (<10%) as '*vagrants*'. One species qualified as a regular visitor or passage migrant (bottlenose dolphin), ten species as irregular visitors and four as vagrants (table 6).

The bottlenose dolphin is an interesting species. Known as a common resident in Dutch coastal waters, probably at least until the early 1960s, it then disappeared completely. It took a number of years before even stranded bottlenose dolphins became a rarity (strandings were an annual occurrence until 1983, but there has been only one single stranding since). The recent sightings of rather large schools of bottlenose dolphins are therefore of considerable interest. The absence of strandings suggests that these were due to very brief influxes into the southern Bight, with 'healthy' animals appearing and disappearing without a trace. Dutch coastal waters are, after all, a prime bottlenose dolphin habitat, at least under the conditions that prevailed in the first half of the 20th century. Nevertheless the status as 'regular visitor' is perhaps still a high for a dolphin that has been rather rare in recent years. However, there have been clearly more reports of bottlenose dolphins than any other species within this category during the study period, and therefore we propose to maintain this '*status aparte*'.

The two remaining categories are sufficient for distinguishing groups of species that are exceptionally rare (vagrants) and those that may be seen with some regularity. Further observation work in the northern half of the southern North Sea would doubtlessly increase the number of minke whale sightings, and sperm whales may nowadays travel annually (but in very small numbers) through the Southern Bight. These two species are perhaps the best candidates for a future upgrading as regular visitors or passage migrants. Pilot whales are quite regular in the French Channel (Kiszka et al. 2004), but extensive surveys in

Belgian waters failed to produce sufficient sightings to warrant a status as regular visitor in the southern North Sea.

Conclusions

This study revealed that between 1970 and 2005, a 36 year period, 14 species of cetaceans were observed in the southern North Sea (51°-56°N, 2°-7°E). If we include the harbour porpoise, not specifically addressed in this paper, and two other species found stranded in that period (sei whale and Blainville's beaked whale) the list comprised a total of 17 species, including at least four baleen whales, sperm whale, three species of beaked whales, white and pilot whales, six species of dolphins and the harbour porpoise. Two species can be described as common residents: the harbour porpoise and the white-beaked dolphin. The bottlenose dolphin qualified as a regular visitor or passage migrant. The remaining species were qualified as irregular visitors (10 species) or vagrants (4 species). The distribution of confirmed sightings of long-finned pilot whales and bottlenose dolphins suggest a connection with stocks in the Channel area. The distribution of sightings of minke whales, white-beaked dolphins and white-sided dolphins connect to larger populations in the northern North Sea. Future conservation measures should focus on white-beaked dolphins and harbour porpoises, which are the most abundant and widespread species in the southern North Sea. The data suggest a gradual increase in the occurrence of whales and dolphins in the southern North Sea, even although offshore surveys show results that are rather more variable.

Acknowledgements: The reorganisation of the *Marine Mammal Database* was carried out by Sancia van der Meij as part of a traineeship at the Royal Netherlands Institute for Sea Research, in preparation of a Master's degree in Biology. The project was supervised by the second author and by Ruben Huele from CML (Institute of Environmental Sciences, Leiden University). The database was fed with data from numerous observers, both known and unknown by name. Substantial contributions (>2 sightings) were received from H.J.M. Baptist, J. de Boer, R. de Boer, C.J. Camphuysen, G. Chapelle, A. Gronert, J. Haelters, N.F. van der Ham, S. Hart, J. van der Hiele, M. Hoekstein,

M. Korving, M. de Lange, www.lavoixdunord.fr, M.F. Leopold, Journal *Lutra*, W. Messchaert, H. Offringa, R. Oosterhuis, L.P. van der Poel, W. Pompert, E. Stienen, M.L. Tasker, K. Timmer, R. van der Vliet, A. Webb, and L. Witte. Some recent RIKZ data were kindly made available by permission from Peter Bot (Netherlands Ministry of Transport and Public Works). Without the contribution of these and numerous others, the database would never have developed into the valuable resource that it has become. Two anonymous referees kindly commented on an earlier version of this paper and numerous improvements were made using their advice. Nick Parrott kindly corrected the English of this paper.

References

- Addink, M. 1994. Sperm whale strandings - Netherlands. European Cetacean Society Newsletter 22: 8.
- Bakker, J. & C. Smeenk 1987. Time-series analysis of *Tursiops truncatus*, *Delphinus delphis* and *Lagenorhynchus albirostris* strandings on the Dutch coast. European Cetacean Society Newsletter 1: 14-19.
- Bakker, J. & C. Smeenk 1990. Dolphins on the Dutch coast: an analysis of stranding records. In: P.G.H. Evans, A. Aguilar & C. Smeenk (eds.). Proceedings 4th Annual Conference European Cetacean Society, Palma de Mallorca. European Research on Cetaceans 4: 49-52.
- Baptist, H.J.M. 1987. Waarnemingen van zeezoogdieren in de Nederlandse sector van de Noordzee. *Lutra* 30: 93-104.
- Berrow, S.D., P.G.H. Evans & M.L. Sheldrick 1993. An analysis of sperm whale (*Physeter macrocephalus*) strandings and sightings records, from Britain and Ireland. *Journal of Zoology*, London 230: 333-337.
- Boer, R. de 1989. Waarnemingen van een gemengde groep witflankdolfijnen *Lagenorhynchus acutus* en witsnuitdolfijnen *L. albirostris* in de centrale Noordzee. *Lutra* 32: 181-184.
- Bree, P.J.H. van & A.M. Husson 1974. Strandingen van Cetacea op de Nederlandse kust in 1972 en 1973. *Lutra* 16: 1-10.
- Bree, P.J.H. van & C. Smeenk 1978. Strandingen van Cetacea op de Nederlandse kust in 1976 en 1977. *Lutra* 20: 13-18.
- Bree, P.J.H. van & C. Smeenk 1982. Strandingen van Cetacea op de Nederlandse kust in 1978, 1979 en 1980. *Lutra* 25: 19-29.
- Broekhuizen, S., B. Hoekstra, V. van Laar, C. Smeenk

- & J.B.M. Thissen 1992. Atlas van de Nederlandse zoogdieren. Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht, The Netherlands.
- Burton, J.F. 1995. Birds & Climate change. Christopher Helm, London, UK.
- Camphuysen, C.J. 1982. Zeezoogdieren langs de Nederlandse kust. Mededelingen Club van Zeetrekwaarnemers 5 (2): 6-8.
- Camphuysen, C.J. 1994. The harbour porpoise *Phocoena phocoena* in the southern North Sea. II: a come-back in Dutch coastal waters? *Lutra* 37: 54-61.
- Camphuysen, C.J. 1996. Strandings of sperm whales *Physeter macrocephalus* in the NE Atlantic region: a review. CSR-Report 1996-1, Report to the UN Task Force of the Marine Mammal Action Plan. Camphuysen Seabird Research Consultancy, Oosterend, The Netherlands.
- Camphuysen, C.J. 1998. Opnieuw gewone vinvissen *Balaenoptera physalus* in de Noordzee, zomer 1998. *Sula* 12: 100-101.
- Camphuysen, C.J. 2004a. The return of the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) in Dutch coastal waters. *Lutra* 47: 113-122.
- Camphuysen, C.J. 2004b. Dwergvinvissen in de Noordzee. *Zoogdier* 15 (3): 8-13.
- Camphuysen, C.J. 2004c. Geboeide dolfijnen. Nieuwsbrief Nederlandse Zeevogelgroep 6 (1): 6.
- Camphuysen, C.J. 2005. Witsnuitdolfijnen in Nederland. *Zoogdier* 16 (2): 8-12.
- Camphuysen, C.J. & J. van Dijk 1983. Zee- en kustvogels langs de Nederlandse kust, 1974-79. *Limosa* 56: 81-230.
- Camphuysen, C.J. & M.F. Leopold 1993. The harbour porpoise *Phocoena phocoena* in the southern North Sea, particularly the Dutch sector. *Lutra* 36: 1-24.
- Camphuysen, C.J. & M.F. Leopold 1994. Atlas of seabirds in the southern North Sea. IBN Research report 94/6, NIOZ-Report 1994-8. Institute for Forestry and Nature Research, Texel / Netherlands Institute for Sea Research, Texel / Dutch Seabird Group, Texel, The Netherlands.
- Camphuysen, C.J. & P.J.H. Reijnders 1993. Potvissen *Physeter macrocephalus* voor de Nederlandse kust, april 1993. *Sula* 7: 64-66.
- Camphuysen, C.J. & C.J.N. Winter 1995. Feeding fin whales *Balaenoptera physalus* in the North Sea. *Lutra* 38: 81-84.
- Camphuysen, C.J., G.O. Keijl & J.E. den Ouden 1982. Meetpost Noordwijk 1978-1981, Gaviidae-Ardeidae. Club van Zeetrekwaarnemers Meetpost Noordwijk, Amsterdam, The Netherlands.
- Camphuysen, C.J., B. Scott & S. Wanless 2006. Distribution and foraging interactions of seabirds and marine mammals in the North Sea: multi-species foraging assemblages and habitat-specific feeding strategies. In: I.J. Boyd, S. Wanless & C.J. Camphuysen (eds.). Management of marine ecosystems: monitoring change in upper trophic levels: 82-97. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Christensen, I. 1990. A note on recent strandings of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) and other Cetaceans in Norwegian waters. International Whaling Commission, Scientific Commission Documents SC/41/O 5, Report International Whaling Commission 40: 513-515.
- De Smet, W.M.A. 1981. Gegevens over de walvisachtigen (Cetacea) van de Vlaamse kust en de Schelde uit de periode 1969-1975. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique 53: 1-34.
- Deinse, A.B. van 1931. De fossiele en recente Cetacea van Nederland. PhD thesis. University of Utrecht, Utrecht, The Netherlands.
- Deinse, A.B. van 1961. Walvisnieuws over 1960. *Lutra* 3: 19-23.
- Deinse, A.B. van & G.C.A. Junge 1945. Een vondst van den witten dolfijn *Delphinapterus leucas* (Pall.), in Nederland. *Zoologische Mededelingen* 25: 1-4.
- Evans, P.G.H. 1994. Sperm whale strandings - United Kingdom. European Cetacean Society Newsletter 22: 8.
- Evans, P.G.H., P. Anderwald & M.E. Baines 2003. UK Cetacean Status Review. Report to English Nature & Countryside Council for Wales, Sea Watch Foundation, Oxford, UK.
- Franecker, J.A. van, P.R. van Franecker, H. van Gasteren & J.P. Nobel 1987. Grienden *Globicephala melana* bij Cap Gris Nez. *Sula* 1: 107-109.
- Gewalt, W. 1967. Über den Beluga-Wal *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776) im Rhein bei Duisburg. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 32: 65-86.
- Gronert, A. 1993. Geen redding mogelijk voor doodzieke butskop. *De Windbreker* 60: 2-4.
- Gronert, A. 1999. Vissers zien groep van vijftig witsnuitdolfijnen. *De Windbreker* 115: 22-23.
- Haase, B.J.M. 1987. A mixed herd of white-beaked dolphins *Lagenorhynchus acutus* and white-sided dolphins *L. acutus* in the southern North Sea. *Lutra* 30: 105-106.
- Hammond, P., P. Berggren, H. Benke, D.L. Borchers, A. Collet, M.P. Heide-Jørgensen, S. Heimlich, A.R. Hiby, M.F. Leopold & N. Øien 2002. Abundance of harbour porpoises and other cetaceans in the North Sea and adjacent waters. *Journal of Applied Ecology* 39: 361-376.
- Hammond, P.S. & P.M. Thompson 1991. Minimum estimate of the number of bottlenose dolphins *Tur-*

- siops truncatus* in the Moray Firth, NE Scotland. Biological Conservation 56: 79-87.
- Hollander, H. & P. van der Reest 1994. Rode Lijst van bedreigde zoogdieren in Nederland. Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Utrecht, The Netherlands.
- Husson, A.M. & P.J.H. van Bree 1972. Strandingen van Cetacea op de Nederlandse kust in 1970 en 1971. Lutra 14: 1-5.
- Husson, A.M. & P.J.H. van Bree 1976. Strandingen van Cetacea op de Nederlandse kust in 1974 en 1975. Lutra 18: 25-32.
- Interdepartementale Coördinerende Organisatie voor Noordzee Aangelegenheden (ICONA) 1992. North Sea Atlas for Netherlands policy and management. Stadsuitgeverij, Amsterdam, The Netherlands.
- IJsseling, M.A. & A. Scheygrond 1943. De zoogdieren van Nederland, 2. Thieme, Zutphen, The Netherlands.
- Jacques, T.G. & R.H. Lambertsen 1997. Potvissterfte in de Noordzee: wetenschap en beheer. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie 67 (supplement): 1-133.
- Jensen, T. & C.C. Kinze 2005. Almindelige Delfiner (*Delphinus delphis*) i indre danske farvande. Særryk fra "Sjæk'len 2004", Årbog for Fiskeri- og Sofartsmuseet Esbjerg / Saltvandsakvariet i Esbjerg, Esbjerg, Denmark.
- Jensen, B., C.C. Kinze & T.B. Sørensen 1987. Observations of white whale (*Delphinapterus leucas*) in Danish waters during 1983 and 1984. Natura Jutlandica 22 (4): 85-88.
- Kastelein, R.A. & N.M. Gerrits 1991. Swimming, diving, and respiration patterns of a Northern bottlenose whale (*Hyperoodon ampullatus*, Forster, 1770). Aquatic Mammals 17: 20-30.
- Kinze, C.C. 1995. Danish whale records 1575-1991 (Mammalia, Cetacea). Review of whale specimens stranded, directly or incidentally caught along the Danish coasts. Steenstrupia 21: 155-196.
- Kinze, C.C., T. Jensen & R. Skov 2003. Fokus på hvaler i Danmark 2000-2002. Biologiske Skrifter, nr. 2, Fiskeri- og Sofartsmuseet, Esbjerg, Denmark.
- Kinze, C.C., S. Tougaard & H.J. Baagøe 1998. Danske hvalfund i perioden 1992-1997 Danish whale strandings 1992-1997. Flora og Fauna 104: 41-53.
- Kiszka, J., S. Hassani & S. Pezeril 2004. Distribution and status of small cetaceans along the French Channel coasts: using opportunistic records for a preliminary assessment. Lutra 47: 33-46.
- Kompanje, E.J.O. & J.W.F. Reumer 1995. Strandings of male sperm whales *Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758 in Western Europe between October 1994 and January 1995. Deinsea 2: 89-94.
- Lukin, L.R. & L.Y. Vasil'ev 2004. Distribution of white whales (*Delphinapterus leucas*) in the White Sea and the southeastern region of the Barents Sea during the ice season. Russian Journal of Ecology 35: 236-241.
- Meininger, P.L., R.H. Witte & J. Graveland 2003. Zeezoogdieren in de Westerschelde: knelpunten en kansen. Report RIKZ 2003.041. Rijksinstituut voor Kust en Zee, Middelburg, The Netherlands.
- Meyer, O. 1994. Küstenfunde - Wale und Delphine aus der Deutschen Bucht. Drosera 94: 1-6.
- Northridge, S., M.L. Tasker, A. Webb, C.J. Camphuysen & M.F. Leopold 1997. White-beaked *Lagenorhynchus albirostris* and Atlantic white-sided *L. acutus* distributions in north-west European and U.S. North Atlantic waters. SC/48/SM44, Report International Whaling Commission 47: 797-805.
- Northridge, S.P., M.L. Tasker, A. Webb & J.M. Williams 1995. Seasonal distribution and relative abundance of harbour porpoises *Phocoena phocoena* (L.), white-beaked dolphins *Lagenorhynchus albirostris* (Gray) and minke whales *Balaenoptera acutorostrata* (Lacepède) in the waters around the British Isles. International Council for the Exploration of the Seas Journal of Marine Science 52: 55-66.
- Parsons, K., L. Noble, R. Reid & P. Thompson 2002. Mitochondrial genetic diversity and population structuring of UK bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): Is the NE Scotland population demographically and geographically isolated? Biological Conservation 108: 175-182.
- Peet, G., H. Nijkamp, P.-H. Nelissen & F.-J. Maas 1992. Bruinvissen, dolfijnen en walvissen van de Noordzee. Uitgeverij M. & P., Weert, The Netherlands.
- Platteeuw, M., N.F. van der Ham & C.J. Camphuysen 1985. K7-FA-1, K8-FA-1, Zeevogelobservaties winter 1984/85. Club van Zeetrekwaarnemers, Amsterdam, The Netherlands.
- Reeves, R.R., B.S. Stewart, P.J. Clapham & J.A. Powell 2002. Guide to marine mammals of the world. National Audubon Society, Chanticleer Press Inc., Hong Kong, China.
- Reid, J.B., P.G.H. Evans & S.P. Northridge (eds.) 2003. Atlas of cetacean distribution in north-west European waters. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.
- Santos, M.B., G.J. Pierce, P.R. Boyle, R.J. Reid, H.M. Ross, I.A.P. Patterson, C.C. Kinze, S. Tougaard, R. Lick, U. Piatkowski & V. Hernández-García 1999. Stomach contents of sperm whales *Physeter*

- macrocephalus* stranded in the North Sea 1990-1996. Marine Ecology Progress Series 183: 281-294.
- Sini, M.I., S.J. Canning, K.A. Stockin & G.J. Pierce 2005. Bottlenose dolphins around Aberdeen harbour, north-east Scotland: a short study of habitat utilization and the potential effects of boat traffic. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 85: 1547-1554.
- Sliggers, B.C. & A.A. Wertheim 1992. Op het strand gesmeten. Vijf eeuwen potvisstrandingen aan de Nederlandse kust. Walburg Pers, Zutphen, The Netherlands.
- Slijper, E.J. 1967. White whales in the Netherlands. Zeitschrift für Säugetierkunde 32: 86-89.
- Smeenk, C. 1986. Strandingen van Cetacea op de Nederlandse kust in 1981, 1982 en 1983. Lutra 29: 268-281.
- Smeenk, C. 1987. The harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L., 1758) in the Netherlands: stranding records and decline. Lutra 30: 77-90.
- Smeenk, C. 1989. Strandingen van Cetacea op de Nederlandse kust in 1984, 1985 en 1986. Lutra 32: 164-180.
- Smeenk, C. 1992. Strandingen van Cetacea op de Nederlandse kust in 1987, 1988 en 1989. Lutra 35: 55-66.
- Smeenk, C. 1993. Een butskop gestrand in Noord-Holland. Zoogdier 4 (3): 37-38.
- Smeenk, C. 1995. Strandingen van Cetacea op de Nederlandse kust in 1990, 1991 en 1992. Lutra 38: 90-104.
- Smeenk, C. 2003. Strandingen van Cetacea op de Nederlandse kust in 1993-1997. Lutra 46: 45-64.
- Smeenk, C. & M. Addink 1993. Sighting of a group of sperm whales *Physeter macrocephalus* in Dutch waters, with historical notes and the possible Orkney connection. Lutra 36: 25-29.
- Smeenk, C., M. Addink & C.J. Camphuysen 2003. De eerste bultrug voor Nederland. Zoogdier 14 (1): 3-4.
- Stockin, K.A. & C.R. Weir 2002. Monitoring the presence and occurrence of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in coastal Aberdeenshire waters, north east Scotland. Proceedings 16th Annual Conference European Cetacean Society, Liege, Belgium.
- Stockin, K.A., C.R. Weir & G.J. Pierce 2006. Examining the importance of Aberdeenshire (UK) coastal waters for North Sea bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 86: 201-207.
- Van Gompel, J. 1991. Cetacea langs de Belgische kust, 1975-1989. Lutra 34: 27-36.
- Van Gompel, J. 1996. Cetacea aan de Belgische kust, 1990-1994. Lutra 39: 45-51.
- Vedder, L. 1984. Beloega in Zeeland. Greenpeace 6(2): 5.
- Weir, C. 2001. A dedicated cetacean sighting survey of the Torrelavega and Santander canyons, Southern Bay of Biscay. In: G. Cresswell & D. Walker (eds.). A report on the whales, dolphins and seabirds of the Bay of Biscay and English Channel: 61-80. ORCA 1. Organisation Cetacea (ORCA), St. Neots, UK.
- Witte, R.H., H.J.M. Baptist & P.V.M. Bot 1998. Increase of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* in the Dutch sector of the North Sea. Lutra 40: 33-40.

Samenvatting

Verspreiding en diversiteit van walvissen en dolfijnen (Cetacea) in de zuidelijke Noordzee: 1970-2005

Gegevens van waarnemingen van cetaceeën (walvissen en dolfijnen) in de zuidelijke Noordzee zijn verzameld in de *Marine Mammal Database* van de Nederlandse Zeevogelgroep. Deze database bestaat uit zowel incidentele waarnemingen als waarnemingen verzameld tijdens systematische tellingen en zeetrekellingen, wat het corrigeren van fluctuaties in waarnemingsinspanning bemoeilijkt. Op basis van de gegevens is het voorkomen van de verschillende soorten walvissen en dolfijnen geanalyseerd. Daarnaast is er gekeken naar mogelijke trends in de verdeling van soorten in ruimte en tijd. Van de aanwezige soorten is de bruinvis (*Phocoena phocoena*) in dit artikel buiten beschouwing gelaten, behalve in de discussie, waar de resultaten worden vergeleken met eerdere gegevens van strandingen en het voorkomen van soorten in omliggende wateren. De gegevens van de 17 soorten walvisachtigen aanwezig in de zuidelijke Noordzee tussen 1970 en 2005 (36 jaar) zijn geanalyseerd op frequentie van voorkomen (dood en levend). Twee soorten zijn resident: de bruinvis en de witsnuitdolfijn (*Lagenorhynchus albirostris*). Beide soorten werden sinds 1970 vrijwel jaarlijks, en

tegenwoordig bovendien in flinke aantallen, vastgesteld. Van beide soorten zijn de laatste jaren ook veel waarnemingen van adulte dieren met jonge kalfjes in de zuidelijke Noordzee gedaan. De tuimelaar (*Tursiops truncatus*) is een reguliere bezoeker of doortrekker (in 23 van de in totaal 36 jaren vastgesteld). Tien walvisachtigen zijn onregelmatige bezoekers van de zuidelijke Noordzee (in 4-18 van de in totaal 36 jaren vastgesteld) en vier soorten zijn dwaalgasten (minder dan vier jaar aanwezig). De ruimtelijke verdeling van de waarnemingen van grienden (*Globicephala melas*) en tuimelaars suggereert een relatie met in het Kanaal

aanwezige populaties van deze soorten. Tussen 1970 en 2005 is de frequentie van waarnemingen van walvisachtigen toegenomen, maar het is niet bekend in hoeverre de toenemende populariteit van walvisachtigen daar aan heeft bijgedragen. Tellingen vanaf de kust, waarbij de waarnemingsinspanning bekend is, laten een vergelijkbare toename in waarnemingen zien, maar gegevens die verzameld werden tijdens tellingen op zee hebben een grotere variatie in de frequentie.

Received: 27 January 2006

Accepted: 7 March 2006

Distribution and diet of otters (*Lutra lutra*) in marine areas of Loch Lomond and The Trossachs National Park, Scotland, UK

John McMahon¹ and Dominic J. McCafferty^{2*}

¹ Division of Environmental & Evolutionary Biology, IBLS, University of Glasgow, G12 8QQ, Scotland, UK

² Department of Adult & Continuing Education, University of Glasgow, G3 6NH, Scotland, UK,
e-mail: d.mccafferty@educ.gla.ac.uk

Abstract: Loch Lomond and The Trossachs National Park was established as Scotland's first National Park in 2002 and contains marine coastal areas that provide suitable habitats for otters (*Lutra lutra*) and their prey. The aim of this study was to investigate the distribution and diet of otters in the three sea lochs bordering the National Park to provide baseline data for a local biodiversity action plan for this species. Thirty nine sites were surveyed for otter signs (spraints and tracks) between April and August 2005. Otter signs were recorded at 46% of sites with the greatest proportion of positive sites being recorded around Loch Goil (69%) compared to Loch Long (37%) and the Holy Loch (28%). There was no difference in the proportion of positive sites according to shore type or terrestrial habitat. Sites with A roads had the lowest proportion of positive sites (15.4%), compared to sites with B roads (50.0%) and sites without roads (71.4%). However, the availability of shallow water was also an important factor influencing spraint distribution. Analysis of spraints showed that the diet of otters consisted mainly of bottom dwelling fish and crab. The only significant difference between lochs was in the proportion of eelpout (*Zoarces viviparus*) and sole (*Solea solea*) present in spraints. Eelpout and sole were more common in spraints found in Loch Goil.

Keywords: European otter, *Lutra lutra*, distribution, diet, National Park.

Introduction

The European otter (*Lutra lutra*) is found in many marine habitats in Europe but it is particularly widespread in the north and west coasts of Scotland (Kruuk 1995). These coastal dwelling otters obtain much of their food from the sea but their distribution is closely associated with freshwater (Kruuk 1995, Lovett et al. 1997). Well-drained coasts with little or no freshwater on or close to the surface have few otters (Kruuk et al. 1998). When otters forage in seawater they frequently wash in freshwater pools or small streams. This activity removes salt from the fur and helps to maintain healthy fur for thermoregulation. This behaviour is essential for the exploitation of marine resources

(Kruuk & Balharry 1990). A consequence of this is that the availability of freshwater sources may act as a limiting factor in determining otter numbers along some coastlines (Lovett et al. 1997).

From the 1960s onwards there has been much published information available on the diet of the European otter. Long-term investigations undertaken throughout Europe show that fish form three quarters or more of the overall diet (see review Chanin 2003a). The otter has been described as a fish specialist (Mason & Macdonald 1986), and numerous studies show that species taken are related to their availability (e.g. Breathnach & Fairley 1993, Carss et al. 1998, Ottino & Giller 2004). Otters in marine areas feed predominantly on relatively small, bottom living fish and on crabs (Kruuk & Moorhouse 1990). Prey species composition

© 2006 Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming. *Lutra* articles also on the internet: <http://www.vzz.nl>

* Corresponding author.

depends on season and location, and food availability may be seasonal (Heggberget 1993). Faecal remains of prey animals give rough and biased estimates of prey proportions in predator diets but the relative frequency of occurrence of prey categories gave a reasonable estimate of the rank order of prey eaten in otters (Carss & Parkinson 1996). Although spraint surveys cannot be used to estimate the population density in a particular habitat they provide a practical method of recording changes in the spatial and temporal distribution of otter populations (Kruuk et al. 1986, Chanin 2003b).

Loch Lomond and The Trossachs National Park was established as Scotland's first National Park in July 2002. The National Park extends to the low tide mark and marine coastal areas represent 20% of the 350 km park boundary (Anonymous 2005). Otters are known to occur in marine areas within this region (Green & Green 1997) and a previous study has investigated levels of organochlorine and polychlorinated biphenyls (PCBs) in spraints (Mason et al. 1992). The aim of this study was therefore to investigate the distribution and diet of otters in the three sheltered sea lochs (Loch Long, Loch Goil and the Holy Loch) that are found on the western edge of the National Park.

Materials and methods

Sign survey

A total of 39 sites were surveyed for otter signs (spraints and tracks) between April and August 2005. Nineteen of these sites were along the shores of Loch Long, 13 sites on Loch Goil and the remaining seven sites were on the Holy Loch (figure 1). The criteria for site choice was based on the assumption that otters using marine habitats also require access to freshwater and therefore sampling locations were taken to be the entry point of all streams to the sea. In a small number of areas this was not possible and peninsular areas were surveyed as it was viewed that

they were suitable sprainting areas. Each site was surveyed on two separate occasions to account for any missed signs in the first survey.

Keeping with standard IUCN monitoring guidelines (Chanin 2003b) 600 m lengths of waterway/coastline were selected. However, in this instance a minimum of four sites were surveyed every 10 km instead of one site at intervals of 5–8 km to provide greater detail on otter distribution. Where possible 300 m were surveyed to the right of freshwater streams entering a loch and a further 300 m were surveyed to the left of the freshwater streams. In certain locations this technique proved impossible and 600 m were surveyed to whichever side of the stream we had access. A boat was used to gain access to areas which could not be easily reached on foot.

Diet analysis

All spraints from each survey site were placed in the same plastic bag and treated as one sample. Due to this method of collecting, 142 spraints were collected but analysed as 39 samples. The plastic bags were sealed and stored at -20°C for subsequent analysis (McCafferty 2005). A binocular microscope ($\times 10\text{--}20$) was used to identify the remains. The bones were identified using standard keys (Harkonen 1986, Conroy et al. 1993) and a reference collection of otoliths (University of Glasgow Otolith Chart).

Statistical analysis

Two of the Holy Loch sites showed positive signs of otter presence but this proved too few for accurate statistical analysis. As the Holy Loch is essentially an inlet of Loch Long, the Holy Loch data were combined with the Loch Long data for the purpose of more accurate statistical analysis. Chi-square tests were computed using Minitab (Version 13.3 for Windows) to test for differences in the proportion of positive otter sites according to location and habitat type and to examine differences in the frequency of prey species recorded in spraints.

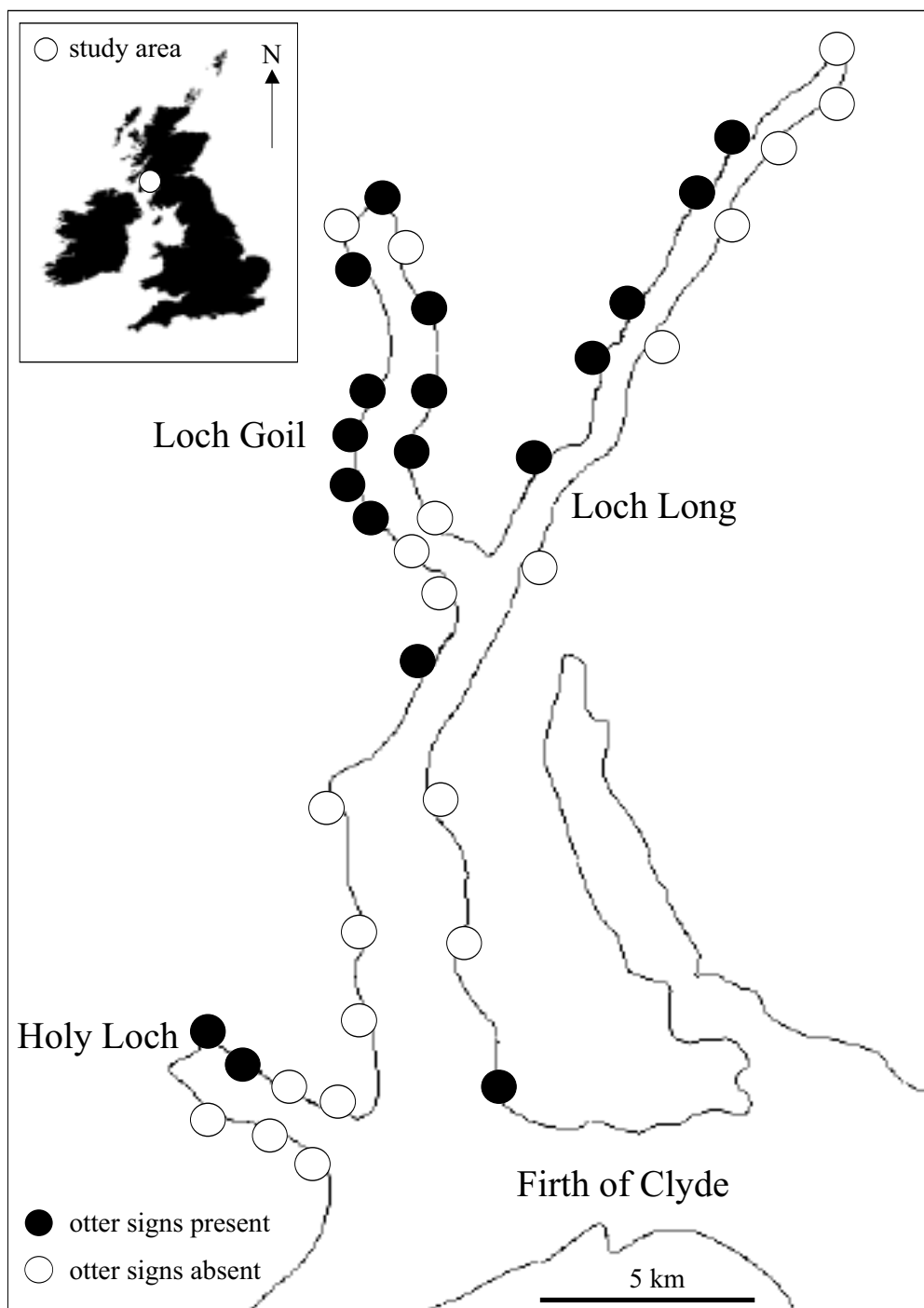


Figure 1. Map of 39 survey sites where otter signs were present or absent in Loch Long, Loch Goil and the Holy Loch. Inset shows the geographical location of Loch Lomond and The Trossachs National Park, Scotland, UK.

Results

Otter signs

Signs of otter presence were recorded at each of the three sea lochs and at 46% of sites (figure 1). A significant difference was found in the proportion of sites positive for otters at Loch Goil and the combination of Loch Long and the Holy Loch ($\chi^2=4.18$, $df=1$, $P=0.04$), with a greater proportion of positive sites being recorded in the Loch Goil area. At Loch Goil 69% of sites were positive compared to 37% at Loch Long and 28% at the Holy Loch.

Shore types and terrestrial habitats

The shore type at the different sites was grouped into three categories: boulders, stones, and sand/silt. Terrestrial habitats were divided into woodland, grassland and park/garden. No significant difference was found between the frequency of occurrence of otter signs and the expected frequency based on the distribution, either of each shore type ($\chi^2=1.08$, $df=2$, $P=0.58$) or terrestrial habitat ($\chi^2=4.48$, $df=2$, $P=0.11$).

Proximity to roads

From the 39 sites surveyed, 13 were next to A roads (major road), twelve on B roads (minor road) and 14 had no roads. There was a significant association between presence and absence of otter signs and road type ($\chi^2=8.62$, $df=2$, $P=0.01$). Sites with A roads had the lowest proportion of positive sites (15.4%), compared to sites with B roads (50.0%) and sites without roads (71.4%).

Diet composition

Prey species identified in spraints included eelpout (*Zoarces viviparus*), wrasse (Labridae), butterfish (*Pholis gunnellus*), goby (*Gobius* spp.), eel (*Anguilla anguilla*), rockling (Gadidae), sole (*Solea solea*), dab (*Limanda*

limanda), salmonid species (*Salmo* spp.), Yarrell's blenny (*Chirolophis ascanii*), bullrout (*Myoxocephalus scorpius*), stickleback (*Gasterosteus aculeatus*), seasnail (*Liparis* spp.), and shore-crab (*Cancer maenas*). Bird and mammal remains were also found but not identified further.

Differences in diet between lochs

The only significant differences in diet found between lochs involved eelpout and sole. Eelpout ($\chi^2=4.32$, $df=1$, $P=0.037$) and sole ($\chi^2=4.62$, $df=1$, $P=0.031$) were more common in Loch Goil than in Loch Long (figure 2). For the remaining species no significant differences were found between lochs ($P>0.06$ in all cases).

Discussion

Distribution

Signs of otters were recorded at each of the sea lochs within the National Park and spraints were found at 46% of sites. The proportion of positive sites was considerably lower than the overall figure reported for Scotland (88%) in the last published otter survey (Green & Green 1997). However, examination of the data for this region shows that otter signs were only recorded in around 50% of sites in the Clyde sea lochs and Clyde Estuary (see distribution map in McCafferty 2005). There was however a difference in the proportion of positive sites between different sea lochs, with Loch Goil having the greatest proportion of positive signs. Although this only indicates a difference in the occurrence of spraints between sites and not otter density, it may suggest that otters are showing some preference for different sea lochs, at least in sprainting activity. A number of reasons may account for this. Firstly, Loch Goil is free from major roads and it was shown that road type influenced the proportion of positive sites. Indeed Loch Long with the lowest proportion of positive sites has an A road running the length of

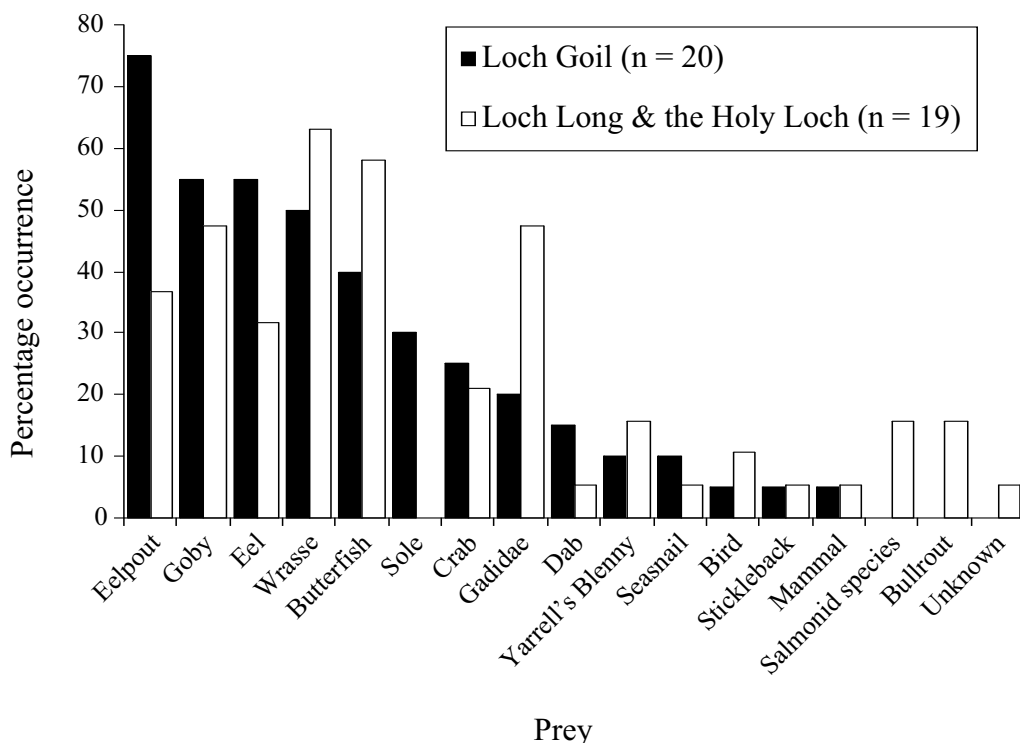


Figure 2. The percentage occurrence of prey species in spraints from Loch Goil and Loch Long & the Holy Loch.

its east shore. It is thought that disturbance does not have a strong influence on otter behaviour (Chanin 2003a), however road access may influence otters either as a result of increased road mortality (Philcox et al. 1999) or an increase in number of people in the area may influence either the sprainting behaviour of animals or their habitat use. A second factor that may account for differences between sea lochs is that the edges of Loch Goil are shallower than the edges of Loch Long (Hydrography of Navy 1976). Otters forage in shallow water for demersal prey (Nolet et al. 1993), so lochs with large areas of shallow water are likely to contain more available prey. Finally, Mason et al. (1992) found that otter spraints from Loch Long and Loch Goil contained relatively high levels of polychlorinated biphenyls (PCBs), (both sites $>20 \text{ mg kg}^{-1}$ lipid) while spraints from the Holy Loch had a lower PCB content ($<5 \text{ mg kg}^{-1}$ lipid).

Although the study by Mason et al. (1992) was conducted over a nine month period and sample sizes were small, there is no evidence to suggest that the distribution of otter signs in the three sea lochs in this study was related to pollution.

In this study there was no preference for any particular shore type or terrestrial habitat and it seems that the otters used whatever habitat was available. Although this may be true with regard to spraint distribution in this survey, it may not necessarily hold for rest or holt sites. The most important aspect of habitat for otters in marine areas appears to be access to freshwater (Kruuk et al. 1998) and in each of the sea lochs there are a large number of streams suitable for otters to maintain good condition of their fur.

Diet

The sampling regime used to study the diet of

otters in this study differed from that used in many other studies in that individual spraints collected in the field were pooled together to form one sample from each survey site. Although the sample size of 39 appears to be small, the total number of spraints collected was 142. Data are however limited to the diet during the summer months. Eelpout, wrasse, goby, butterfish and eel were the most common prey species (>40%) found in spraints while birds, salmonid species, bullrout, seasnail, stickleback and mammals (<10%) were the least common prey species in spraints. The diet at the study site followed the pattern of other Scottish west coast studies with otters feeding on butterfish gadoids, eels, goby and wrasse (Mason & Macdonald 1980, Watt 1995, McCluskie 1998).

Eelpout were more frequent in spraints from Loch Goil. Eelpout is a common inshore fish, reaching the southern limit of its range to the south of the British Isles. On northern British coasts it is found fairly commonly on the shore between tidemarks (Wheeler 1969). The occurrence of eelpout in spraints from Loch Goil is interesting because McCluskie (1998) did not record eelpout in a similar west coast study and Kruuk (1995) stated that eelpout were a far commoner component of the diet in Shetland but were not as common in the West of Scotland. Eelpout have been regularly recorded in the Clyde estuary (Henderson & Hamilton 1986) but further detailed information on their distribution is required to determine if eelpout is more abundant in Loch Goil than in the other lochs. Eelpout are abundant in shallow waters frequenting 5.5-27.5 m and rarely moving deeper than 40 m (Wheeler 1969). The water-depth near most of the positive sites in Loch Goil is less than 20 m whereas the depths near positive sites along Loch Long are greater than 25 m (Hydrography of Navy 1976). This may account for a higher proportion of eelpout in Loch Goil samples. Sole occurred in samples from Loch Goil and not other lochs. As the shore types at Loch Goil are quite similar to those of the other two lochs it can only be speculated that the shallower depths in Loch Goil may influence

either sole abundance or their availability to otters.

Conclusions

Shore type and terrestrial habitat had no effect on the distribution of otter signs but proximity to major roads and availability of shallow water did appear to influence the occurrence of spraints. The diet of otters broadly agreed with previous studies, showing that otters selected bottom dwelling fish. The differences in diet between lochs were possibly due to habitat-depth preferences for otters and their prey. Further research is required to establish how prey abundance in marine habitats may influence otter distribution within different areas of the National Park.

Acknowledgements: We would like to thank T. Murray of Lochgoilhead for access to field sites by boat. This study was completed by J. McMahon as part of an MRes in Ecology and Environmental Biology at the Institute of Biomedical and Life Sciences, University of Glasgow. We also thank two anonymous referees for their helpful comments on the manuscript.

References

- Anonymous 2005. State of the Park Report 2005. Loch Lomond & The Trossachs Park Authority, Balloch, UK.
- Breathnach, S. & J.S. Fairley 1993. The diet of otters *Lutra lutra* in the Clare river system. *Biology and Environment* 93B:151-158.
- Carss, D.N. & S.G. Parkinson 1996. Errors associated with otter *Lutra lutra* faecal analysis: I. Assessing general diet from spraints. *Journal of Zoology (London)* 238: 301-317.
- Carss, D.N., K.C. Nelson, P.J. Bacon & H. Kruuk 1998. Otter (*Lutra lutra* L.) prey selection in relation to fish abundance and community structure in two different freshwater habitats. In: N. Dunstone & M. Gorman (eds.). *Behaviour and ecology of riparian mammals*: 191-214. *Symposia of the Zoological Society of London* 71. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Chanin, P. 2003a. Ecology of the European otter. *Conserving Natura 2000 Rivers Ecology Series No. 10*. English Nature, Peterborough, UK.

- Chanin, P. 2003b. Monitoring the otter *Lutra lutra*. Conserving Natura 2000 Rivers. Monitoring Series No.10, English Nature, Peterborough, UK.
- Conroy, J.W.H., J. Watt, J.B. Webb & A. Jones 1993. A guide to the identification of prey remains in otter spraint. The Mammal Society, London, UK.
- Green, R. & J. Green 1997. Otter survey of Scotland 1991-1994. Vincent Wildlife Trust, London, UK.
- Harkonen, T.J. 1986. Guide to the otoliths of the bony fishes of the North East Atlantic. Danbiu, Hellerup, Denmark.
- Henderson, A.R. & J.D. Hamilton 1986. The status of fish populations in the Clyde estuary. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh 90B: 157-170.
- Heggberget, T.M. 1993. Marine-feeding otters (*Lutra lutra*) in Norway: seasonal variation in prey and reproductive timing. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 73: 297-312.
- Hydrography of Navy 1976. Marine chart 2131, Firth of Clyde and Loch Fyne, Scotland West Coast. Hydrographic office, Taunton, UK.
- Kruuk, H. 1995. Wild otters predation and populations. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Kruuk, H. & D. Balharry 1990. Effects of seawater on thermal insulation of the otter *Lutra lutra*. Journal of Zoology (London) 185: 205-212.
- Kruuk, H., D.N. Carss, J.W.H. Conroy & M.J. Gaywood 1998. Habitat use and conservation of otters (*Lutra lutra*) in Britain. In: N. Dunstone & M.L. Gorman (eds.). Behaviour and ecology of Riparian mammals: 119-133. Symposia of the Zoological Society of London 71. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Kruuk, H., J.W.H. Conroy, U. Glimmerveen & E. Ouwervkerk 1986. The use of spraints to survey populations of otters (*Lutra lutra*). Biological Conservation 35: 187-194.
- Kruuk, H. & A. Moorhouse 1990. Seasonal and spatial differences in food selection by otters in Shetland. Journal of Zoology (London) 221: 621-623.
- Lovett, L., H. Kruuk & X. Lambin 1997. Factors influencing the use of freshwater pools by otters, *Lutra lutra*, in a marine environment. Journal of Zoology (London) 243: 825-831.
- McCafferty, D.J. 2005. Dietary response of otters (*Lutra lutra*) to introduced prey in Loch Lomond, Scotland. Journal of Zoology (London) 266: 255-260.
- McCafferty, D.J. 2005. Ecology and conservation of otters (*Lutra lutra*) in Loch Lomond and The Trossachs National Park. Glasgow Naturalist 24:29-35.
- McCluskie, A.E. 1998. Temperature-mediated shifts in the foraging behaviour of the Eurasian otter, *Lutra lutra* L. PhD thesis. University of Glasgow, Glasgow, UK.
- Mason, C.F. & S.M. Macdonald 1980. The winter diet of otters (*Lutra lutra*) on a Scottish sea loch. Journal of Zoology (London) 192: 558-561.
- Mason, C.F. & S.M. Macdonald 1986. Otters: ecology and conservation. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Mason, C.F., S.M. Macdonald, H.C. Bland & J. Ratford 1992. Organochlorine pesticide and PCB contents in otter (*Lutra lutra*) scats from western Scotland. Water Air and Soil Pollution 64: 617-626.
- Nolet, B.A., D.E.A. Wansink & H. Kruuk 1993. Diving of otters (*Lutra lutra*) in a marine habitat: use of depths by a single prey loader. Journal of Animal Ecology 62: 22-32.
- Ottino, P. & P. Giller 2004. Distribution, density, diet and habitat use of the otter in relation to land use in the Araglin valley, southern Ireland. Proceedings of the Royal Irish Academy 104B: 1-17.
- Philcox, C.K., A.L. Grogan & D.W. Macdonald 1999. Patterns of otter *Lutra lutra* mortality in Britain. Journal of Applied Ecology 36: 748-762.
- Watt, J. 1995. Seasonal and area-related variations in the diet of otters *Lutra lutra* on Mull. Journal of Zoology (London) 237: 179-194.
- Wheeler, A. 1969. The fishes of the British Isles and North-West Europe. Macmillan, London, UK.

Samenvatting

De verspreiding en voedselkeuze van otters (*Lutra lutra*) langs de kusten van Loch Lomond en The Trossachs National Park, Schotland, Groot-Brittannië

Loch Lomond and The Trossachs National Park, het eerste nationale park van Schotland, werd in 2002 opgericht. Langs de kusten van het park bevindt zich geschikt habitat voor otters (*Lutra lutra*) en hun prooidieren. Dit artikel presenteert een onderzoek naar de verspreiding en voedselkeuze van otters in drie 'lochs' (zeearmen) grenzend aan het nationale park. De gegevens dienen als basis voor een soortenbeschermingsplan voor de otters in dit gebied. Tussen april en

augustus 2005 werd op 39 lokaties gezocht naar ottersporen (spraints en pootafdrukken). Op 46% van de lokaties werden ottersporen aangetroffen. Op 69% van de lokaties rond Loch Goil werden sporen gevonden, rond Loch Long (37%) en Holy Loch (28%) was dit minder. Er was geen verschil in aanwezigheid van ottersporen tussen verschillende oevertypen of landhabitats. Op lokaties met hoofdwegen werden minder (15,4%) ottersporen aangetroffen dan op lokaties met secundaire wegen (50,0%) of zonder wegen (71,4%). De verspreiding van otterspraints werd

daarnaast in belangrijke mate beïnvloed door de beschikbaarheid van ondiepe wateren. Uit analyse van spraints bleek dat voornamelijk bodembewonende vissoorten en krabben waren gegeten. Het enige significante verschil tussen de drie lochs uitte zich in het aandeel puitaal (*Zoarces viviparous*) en tong (*Solea solea*) in de spraints. Puitaal en tong kwamen meer voor in spraints afkomstig van Loch Goil.

Received: 4 November 2005

Accepted: 11 January 2006

De zoogdierfauna van het Stadspark Schothorst te Amersfoort, met bijzondere aandacht voor de populatieontwikkelingen van haas (*Lepus europaeus*) en konijn (*Oryctolagus cuniculus*)

Vincent van Laar¹ & Rob N. Hemmelder²

¹ Melin, F-21320 Mont Saint Jean, Frankrijk, e-mail: vincent.van-laar@tele2.fr

² Centrum voor Natuur- en Milieueducatie Landgoed Schothorst,
Schothorsterlaan 21, NL-3822 NA Amersfoort, Nederland

Samenvatting: De zoogdierfauna van het oorspronkelijk 60 ha grote Landgoed Schothorst (Gemeente Amersfoort) en omgeving wordt beschreven, zowel die van vóór als na 1985, het jaar waarin het landgoed deel ging uitmaken van het veel grotere Stadspark Schothorst. Tot nu toe is in het parkgebied het voorkomen van 27 zoogdiersoorten vastgesteld. Van deze soorten is de ree (*Capreolus capreolus*) inmiddels verdwenen, heeft de eekhoorn (*Sciurus vulgaris*), na er aanvankelijk te zijn uitgestorven, het gebied opnieuw bevolkt en zijn de muskusrat (*Ondatra zibethicus*) en de vos (*Vulpes vulpes*), na eerst het omliggende buitengebied te hebben gekoloniseerd, als nieuwkomers in het park gearriveerd. Het Stadspark ligt niet als een "eiland" in een zee van 14.000 woningen, maar is via een circa 500 m brede corridor met het buitengebied verbonden. Deze sluit wat zijn landschapskenmerken betreft in grote trekken aan bij zowel het Stadspark als het buitengebied: graslanden met greppels en houtwallen. In dit artikel wordt nagegaan in hoeverre de uiteindelijke stedelijke omsluiting effect heeft gehad op de samenstelling van de zoogdierfauna. Bijzondere aandacht gaat daarbij uit naar de ontwikkeling van de populatiedichtheid van de haas (*Lepus europaeus*) en het konijn (*Oryctolagus cuniculus*) op het huidige 20 ha grote Landgoed Schothorst. Tussen 1992 en 1995 bleek de dichtheid van de haas er tamelijk hoog, bijna twee hazen per ha. In de periode 1996-2005 daalde de dichtheid echter tot circa één haas per ha. Deze omslag viel ongeveer samen met het moment dat het parkgebied vrijwel geheel ingesloten raakte door de omringende nieuwbouwwijken. Bovendien is vanaf toen het nog grotendeels agrarisch in gebruik zijnde parkgebied meer en meer ingericht als sport- en recreatieterreinen. Waarschijnlijk verloren hierdoor ook de hazen uit deze terreingedeelten, die overdag in de dekking op het landgoed verbleven, een groot deel van hun achterland (foerageergebieden, waaronder vrij grote, open akkers). Thans is er, gerekend over het gehele parkgebied, nog zo'n 30 ha geschikt leefgebied voor de haas overgebleven. Het aantalsverloop van het konijn vertoont een grilliger beeld. Na zes jaren van ongeveer gelijk blijvende aantallen (circa 10 individuen op 20 ha), zakte de populatie na 1997 in, eindigend met een totaal verdwijnen in 2002. Ook in de andere gedeelten van het Stadspark, alsmede in het gebied van de corridor, verdween het konijn in die periode. De oorzaak hiervan is waarschijnlijk gelegen in het optreden van het calicivirus dat het Viraal Haemorrhagisch Syndroom (VHS) veroorzaakt. Tot slot wordt voorgesteld om een nieuwe inventarisatie van de zoogdierfauna in Stadspark Schothorst te gaan uitvoeren, zodat kan worden nagegaan of het "eilandeffect" zich er inmiddels ook bij andere zoogdiersoorten heeft voorgedaan. Daarnaast wordt de aanbeveling gedaan om bij een eventuele herinrichting van de corridor deze meer dan thans het geval is op de soortensamenstelling van de zoogdierfauna in het buitengebied en het Stadspark af te stemmen.

Trefwoorden: biogeografie, stadsecologie, stadspark, zoogdierfauna, populatiegrootte, *Lepus europaeus*, *Oryctolagus cuniculus*, Amersfoort.

Inleiding

Het landschap in Nederland heeft na 1950 zeer grote veranderingen doorgemaakt, niet alleen door cultuurtechnische ingrepen in het agrarische gebied, maar ook door de ongekend sterke uitbreiding van het stedelijke areaal. Was het aanvankelijk zo dat deze uitbreiding vrij geleidelijk rond de reeds bestaande, grotere steden verliep, in de jaren zestig van de vorige eeuw begonnen ook landelijk gelegen gemeenten nieuwe wijken te realiseren die niet alleen voor de eigen bevolking, maar ook voor “overlopers” uit de stedelijke agglomeraties bedoeld waren. Toen duidelijk werd dat deze ontwikkeling uiteindelijk zou kunnen leiden tot het “dichtslibben” van het landelijk gebied, zette men in de jaren zeventig het beleid in om de nieuwbouw meer te concentreren rond (onder andere) een aantal provinciesteden. Deze zogenoemde groeisteden kregen de mogelijkheid om in een korte periode zeer sterk uit te breiden, daarbij geholpen door extra faciliteiten van de rijksoverheid. Deze waren niet alleen gericht op het realiseren van de nieuwe woningen en de bijbehorende infrastructuur, maar ook op de kwaliteit van de woonomgeving, waaronder het ontwerp en de inrichting van de groenvoorzieningen.

Eén van de steden die als groeistad werd aangewezen, was Amersfoort. Deze stad moest hierdoor haar bebouwd areaal in een tijdsbestek van zo’n twintig jaar bijna verdubbelen. In stedenbouwkundig opzicht leidde dit in de eerste plaats tot de vraag of de nieuw te realiseren bebouwing direct moest aansluiten op de reeds bestaande bebouwing, en zich daardoor zou moeten aanpassen aan het op de binnenstad gerichte radiale stratenpatroon, of dat de nieuwe stadswijken een meer onderling samenhangend geheel moesten gaan vormen, dus min of meer los zouden komen te staan van het tot dan gevolgde stedelijke bouwplan. Los van de discussie welke van de twee keuzen in stedenbouwkundig opzicht de voorkeur verdient, is het duidelijk dat de tweede uit een oogpunt van natuur en landschap meer speelruimte biedt. Immers, bij de eerste variant zal men het oppervlak aan

“groen” gelijkelijk als buurt- en wijkparkjes over de bebouwing moeten verdelen, terwijl bij de tweede variant ook mogelijkheden ontstaan om groenvoorzieningen te combineren en in samenhang met de aanwezige landschapselementen in een grotere ruimte onder te brengen. Dit is vooral van belang als men het karakter van het oorspronkelijke landschap en de daarmee verbonden natuur in het stedelijke gebied wil laten voortleven.

Wat betreft het uitbreidingsplan van Amersfoort, ging het om het integreren van het ten noorden van de stad gelegen reliëfrijke dekzandlandschap van de voormalige gemeente Hoogland. Hierbij diende niet alleen het behoud en de bescherming van natuur en landschap aandacht te krijgen, maar ook de belevingswaarde en de educatieve betekenis van de aanwezige natuur voor de toekomstige omwonenden. De vraag was echter op welke wijze men aan deze ambities vorm moest geven. Voor het onderbouwen van het ontwerp, de daarop volgende inrichting en toepassing van de beheermaatregelen kon weliswaar gebruik worden gemaakt van kennis uit respectievelijk de biogeografie en de ecologie, maar op grond van de hieraan ontleende algemene inzichten bleken lang niet alle effecten van de stedelijke ontwikkelingen op de natuur voorspelbaar. Dit gold met name voor de gevolgen van het geïsoleerd komen te liggen van natuur temidden van stedelijke bebouwing en de daaraan onvermijdelijk verbonden verkleining en in samenhang daarmee het eventueel verdwijnen van planten- en diersoorten, het “eiland-effect”, zoals dat uit het onderzoek naar het verband tussen soortenaantallen, oppervlakte en mate van isolatie van eilanden bekend is (MacArthur & Wilson 1967, Gorman 1979). Bovendien zouden de flora en fauna in de nieuwe situatie aan een intensiever terreinonderhoud en een toenemende recreatiedruk worden blootgesteld. Een aanwijzing dat deze effecten inderdaad de fauna in parken beïnvloeden, blijkt uit het voorbeeld van het Vondelpark, waar in de loop van de jaren een sterke afname van het aantal zoogdiersoorten is opgetreden (Melchers 1997, Melchers 2001). Daarom werd besloten

om niet alleen voorafgaande aan, maar ook gedurende het bouw- en inrichtingsproces de eventuele veranderingen in de soortensamenstelling van flora en fauna in het stadsparkgebied te gaan volgen.

Thans, na een periode van 25 jaar, leek het interessant om de verzamelde gegevens, in dit geval die over de zoogdierfauna, verder uit te werken en te evalueren. Hierbij gaat het om twee typen van gegevens: kwalitatieve gegevens wat betreft alle voorkomende zoogdiersoorten en kwantitatieve gegevens met betrekking tot twee gemakkelijk waar te nemen soorten, de haas (*Lepus europaeus*) en het konijn (*Oryctolagus cuniculus*). Door de recente inrichting van grote delen van het Stadspark als sport- en recreatieterreinen is de oppervlakte aan geschikt leefgebied voor beide soorten sterk afgenomen. Het verspreidingsgebied van de haas is hierdoor beperkt geraakt tot het huidige Landgoed Schothorst en enkele ten noordwesten van het landgoed gelegen, nog als weiland in gebruik zijnde graslanden met elzensingels. De oppervlakte aan geschikt leefgebied voor de haas bedraagt daarmee nog circa 30 ha, terwijl dat leefgebied oorspronkelijk het gehele agrarisch gebied rond Hoogland omvatte. Voor het konijn bedraagt het resterende leefgebied naar schatting ongeveer 10 ha, terwijl ook voor deze soort het oorspronkelijke gebied veel groter was. De vraag drong zich dan ook op of deze oppervlakten voldoende groot zouden zijn om zowel een populatie hazen als konijnen in de toekomst levenskansen te bieden.

De centrale onderzoeksvraag luidt derhalve: in hoeverre heeft de uiteindelijke stedelijke omsluiting effect gehad op de soortensamenstelling (door uitsterven en kolonisatie), alsmede (bij haas en konijn) op de aantallen individuen. Aangezien er bij het uitvoeren van het beheer ook verschillen per grasland wat betreft het inzetten van grote grazers voorkomen, kon er ook aandacht gegeven worden aan de eventuele invloed van deze grote grazers op de habitatkeuze van haas en konijn.

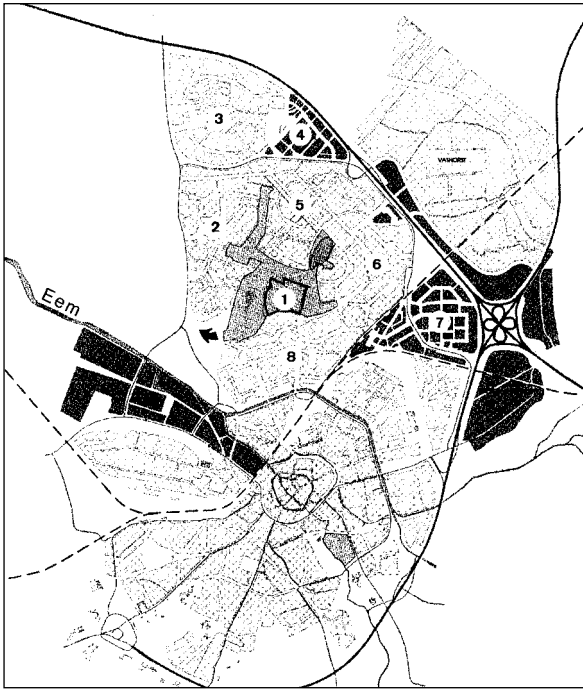
Voor een goed begrip van (de achtergronden van) het onderzoek wordt hieronder eerst nader

ingegaan op de ontstaansgeschiedenis van het Stadspark Schothorst en op het studiegebied Landgoed Schothorst.

Ontstaan van het Stadspark Schothorst

De eerste stap in het ontwerpproces vormde het uitvoeren van een landschapsecologisch onderzoek in het gebied waar de grote stedelijke uitbreiding gepland was, het toen nog agrarische gebied van Hoogland. Hierbij werden de geomorfologische, hydrologische, bodemkundige, floristische en faunistische kenmerken van het gebied in hun onderlinge samenhang geïnventariseerd en gewaardeerd (Boonstra et al. 1979). Vervolgens werden verschillende zoneringmodellen ontwikkeld om de kenmerkende landschapselementen binnen de groenstructuur van het nieuwe stedelijke gebied een plaats te geven. Deze modellen varieerden van het behoud van afzonderlijke, weliswaar bijzondere, maar kleine gebieden, die in de toekomstige bebouwing verspreid zouden komen te liggen, tot de bundeling van zoveel mogelijk verschillende landschapselementen in een groot geheel en centraal gesitueerd binnen het stedelijke gebied. Centraal gesitueerd, omdat het een randvoorwaarde was dat het groengebied voor de toekomstige bewoners binnen loopafstand bereikbaar moest zijn. Het laatste model kreeg de voorkeur en werd als zodanig in het stedenbouwkundige ontwerp ingebracht en uiteindelijk, zij het in enigszins gewijzigde vorm, in het definitieve plan opgenomen.

Belangrijke overwegingen bij de keuze voor een groot, aaneengesloten gebied waren: (1) Het biedt een betere mogelijkheid om de onderlinge samenhang van verschillende geomorfologische eenheden, zoals bij voorbeeld een dekzandrug en een aangrenzende dekzandlaagte, tot uiting te laten komen. (2) Het vormt een sterkere hydrologische en klimatologische eenheid ten opzichte van de waterhuishouding en het stadsklimaat van het omringende stedelijke gebied. (3) Door de schaalgrootte behoudt het landschap beter zijn oorspronkelijke allure; het biedt ruimte, niet alleen in de beleving van de bezoeker, maar ook



Figuur 1. De stadsuitbreiding Amersfoort-Noord met het Stadspark Schothorst (1) en het daarbinnen gelegen studiegebied Landgoed Schothorst (omlijnd), de woonwijken Hoogland (2), Nieuwland (3), Kattenbroek (5), Zielhorst (6) en Schothorst (8) en de bedrijventerreinen Calveen (4) en De Hoef (7). De pijl geeft de corridor aan tussen het Stadspark en het landelijk gebied ten westen van het stadsgebied.

Figure 1. The urbanization north of the town of Amersfoort, with the City Park Schothorst (1) including the study area - the former Schothorst Estate (outlined) -, the neighbourhoods Hoogland (2), Nieuwland (3), Kattenbroek (5), Zielhorst (6), and Schothorst (8), as well as the industrial sites Calveen (4) and De Hoef (7). The arrow indicates the corridor of grasslands and hedgerows between the City Park and the countryside west of the built-up area.

bij het zoeken van plaatsen voor gebruiksfuncties als recreatie en sport, natuurbehoud en natuurontwikkeling. (4) Een groter gebied is uit biogeografisch en ecologisch oogpunt te verkiezen boven een aantal kleine gebieden die gezamenlijk de zelfde oppervlakte hebben, omdat kleine gebieden elk slechts kleine populaties planten en dieren kunnen herbergen, die eerder de kans lopen om uit te sterven dan grote populaties in grotere gebieden (Diamond 1975, Harris 1984), hoewel ook grote eilandpopulaties op den duur kunnen uitsterven (Ellis 1988). (5) In een groter gebied kunnen grote diersoorten beter overleven dan in een klein gebied, in het bijzonder soorten die afhankelijk zijn van afzonderlijke, maar in elkaars nabijheid gelegen rust- en foerageerplaatsen. Bovendien is er een bepaald minimaal oppervlak nodig om voldoende voedsel te leveren voor een levensvatbare populatie van grote plantenetende dieren. (6) De lengte van de buitengrens van een groot park is korter ten opzichte van het aangrenzende stedelijke gebied dan de som van die van een aantal kleine parken met dezelfde totale oppervlakte. Hierdoor is de

druk vanuit het stedelijk gebied op het parkgebied beter te reguleren. (7) Binnen een groot gebied zijn er betere mogelijkheden om kwetsbare, min of meer natuurlijke gedeelten te bufferen, onder andere door vanaf de buitenzijde naar binnen toe een zonering van intensief naar extensief menselijk gebruik toe te passen. (8) De oorspronkelijke perceelgrenzen in een groot park bieden de mogelijkheid om het landschap een minder gekunsteld aanzien te geven, zeker als deze grenzen teruggaan tot de tijd van de ontginning. Immers, perceelgrenzen ontstonden vaak op de grens van twee geomorfologisch en/of hydrologisch verschillende terreinen, waarbij het weliswaar om verschillen gaat die in het vlakke Nederland met het blote oog niet altijd even gemakkelijk te zien zijn, maar die door bijvoorbeeld beplanting met een houtsingel of een bomenrij hoog de lucht in getild worden en daardoor zelfs van verre zichtbaar zijn. Zij kunnen het cultuurlandschap een natuurlijk, soms idyllisch karakter geven (van Laar 1978). (9) Door hun bijzondere abiotische kenmerken kunnen perceelgrenzen een uitbreiding van de na-



Figuur 2. Het Landgoed Schothorst (20 ha), centraal gelegen in het Stadspark Schothorst (107 ha), gezien vanuit de lucht.

Figure 2. Aerial view of the former Schothorst Estate (20 ha) as the centre of the City Park Schothorst (107 ha).

tuurlijke waarden in het gebied opleveren. Een natuurlijk talud of een laagte tussen twee terreinen met aan weerszijden een brede ruigtevegetatie en aansluitend op een natuurlijk grasland of een houtsingel of bomenlaan tussen twee bosgebieden, kan van betekenis zijn als uitbreiding van de levensmogelijkheden en als migratieroute voor zowel planten- als diersoorten.

Om op voorhand de nadelen van het eilandeffect te doen verminderen kwam er in het Structuurplan Amersfoort-Noord aan de westzijde van het Stadspark Schothorst een ongeveer 500 m brede corridor in het stedelijk gebied te liggen, een open zone naar het dekzandgebied bij de rivier de Eem, waarin onder andere de natuurgebieden De Schans en het Landgoed Coelhorst zijn gelegen (figuur 1). In geomorfologisch, floristisch en faunistisch opzicht vertoont dit gebied veel overeenkomst met het Stadspark Schothorst, terwijl het, samen met de ten noor-

den ervan gelegen Eempolders in het Streekplan van de provincie Utrecht bestemd is als agrarisch gebied en, plaatselijk, als natuurgebied.

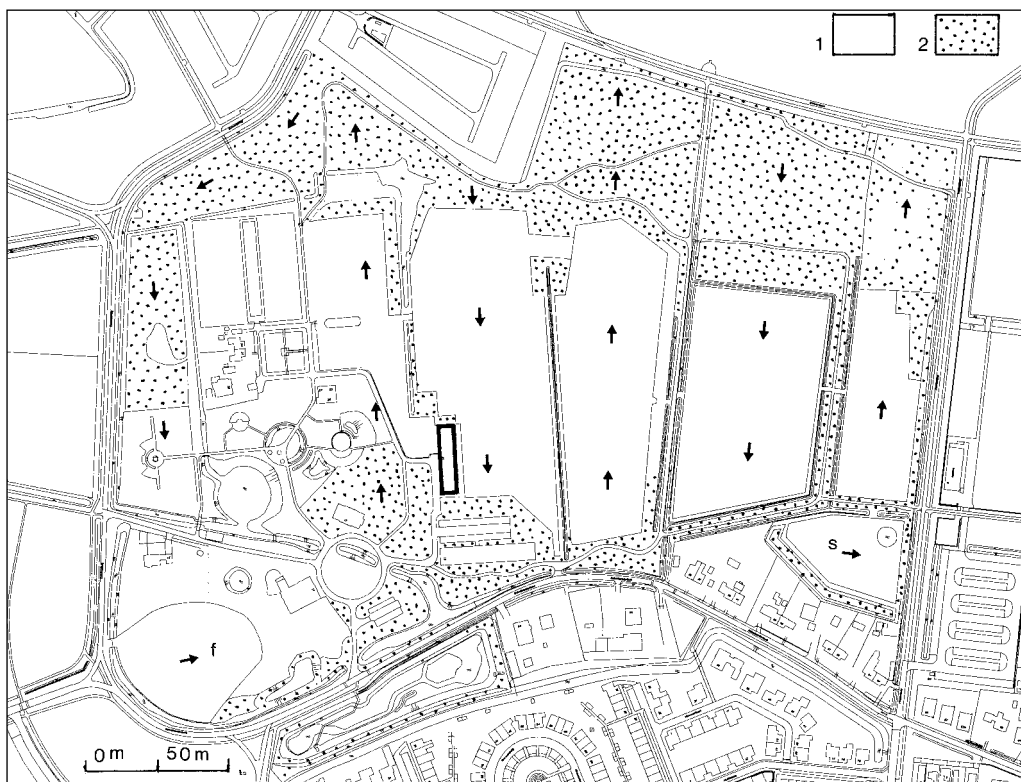
Studiegebied Landgoed Schothorst

In dezelfde periode kwamen ontwerpen tot stand voor het gebruik en de daarmee samenhangende inrichting en het beheer van het in het Stadspark op te nemen Landgoed Schothorst. Dit landgoed had aanvankelijk een oppervlakte van circa 60 ha. Hiervan viel een derde toe aan de stadsuitbreiding (het noordelijk deel van de huidige wijk Schothorst), eveneens een derde aan sport en recreatie en het resterende deel aan natuurbehoud annex natuur- en milieueducatie. Randvoorwaarde bij de toekomstige invulling van deze functies was dat de perceelsgrenzen in tact zouden blijven, zodat de oorspronkelijke samenhang van de terreinen en het landgoedkarakter

Tabel 1. Oppervlakte en beheer van graslanden in Stadspark Schothorst (zie figuur 1 voor de ligging van de graslanden).

Table 1. Surface and management of grasslands in City Park Schothorst (please refer to figure 1 for a map of these grasslands).

Grasland	Oppervlakte (ha)	jan.-maart	april-juni	juli-sept.	okt.-dec.
Parkweide	0,7	-	gehooid	-	beweid
Komhoek	1,6	beweid	beweid	beweid	beweid
Beukhoek	1,3	beweid	gehooid	-	beweid
Grote Boshoeck	1,4	-	gehooid	-	beweid
Potboshoeck	0,7	-	beweid	beweid	-
Drie Tuiten	0,3	-	beweid	beweid	-



Figuur 3. Plattegrond van het Landgoed Schothorst. De pijlen geven de richting aan van de route waarlangs de tellingen van hazen (*Lepus europaeus*) en konijnen (*Oryctolagus cuniculus*) zijn uitgevoerd (s = start, f = finish). 1: grasland. 2: bos en bosschages.

Figure 3. Plan of the former Schothorst Estate. The arrows indicate the direction of the monitoring route on which brown hares (*Lepus europaeus*) and rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) are counted (s = start, f = finish). 1: grassland. 2: wood and shrubs.

herkenbaar zouden blijven (Projectteam Schothorst 1978a, Projectteam Schothorst 1978b, Projectteam Schothorst 1978c). Vervolgens kwam voor het midden- en oostelijk deel van het landgoed een inrichtingsplan tot stand dat was afgestemd op het behoud van het natuurlijke karakter van het gebied en daarmee als kerngebied van en brongebied voor de flora en fauna van het toekomstige 107 ha grote Stadspark Schothorst zou moeten gaan fungeren (figuur 2). Het uiteindelijke ontwerp voorzag in het behoud en de aanleg van 1,5 ha loofbos, lanen, houtsingels en houtwallen, 8,5 ha halfnatuurlijk grasland, circa 1 ha water (vijvers en poelen) en dras land, 5,5 ha historisch park (rond de villa) en educatieve tuinen en 3,5 ha gebouwen, bestratingen en onverharde paden ten behoeve van het te stichten gemeentelijke Centrum voor Natuur- en Milieueducatie (Projectteam Schothorst 1983). Gelijktijdig kwam er een beheerplan tot stand, dat was gericht op een zo natuurlijk en extensief mogelijk gebruik van het bos en de graslanden, onder meer door begrazing met Galloway-runderen en Veluws heideschapen. Bij het in werking treden van het beheerplan, in 1987, was de bezetting een vee-eenheid (1 rund of 4 schapen) per hectare grasland. Anno 2004 is de bezetting als gevolg van de opgetreden verschraling van de bodem teruggelopen tot een halve vee-eenheid per ha grasland. Het beheer wordt sindsdien volgens het in tabel 1 beschreven stramien uitgevoerd. De nabeweidings vindt sinds 2001 plaats en duurt, afhankelijk van de hoeveelheid gras, ongeveer drie weken. Er vindt geen extra bemesting plaats. Het educatieve gebruik beperkt zich tot de gebouwen, een boerderij met erf, enkele moestuinen, een boomgaard, een klein-fruittuin, enkele akkerlandjes, een school- en proeftuin, een gedeelte van het bos en de lanen, een wateren moerasgebiedje en de huisweide. Recreatie is er alleen in de vorm van wandelen. Er mogen geen honden in het gebied komen, al houdt niet elke eigenaar zich aan deze regel. Huiskatten hebben er vrij spel.

Methode

Voorkomen en verspreiding van zoogdieren

In 1988 is een zo volledig mogelijk verspreidingsonderzoek in de in het stadsparkgebied aanwezige, toen vaak nog agrarisch gebruikte terreinen uitgevoerd. Ook de corridor is hierbij betrokken. Voor een beschrijving van de hierbij gebruikte vang- en waarnemingsmethoden wordt verwezen naar Nollen & Onck (2004). Tevens zijn hierbij de resultaten betrokken van al eerder uitgevoerd veldonderzoek (Grimbergen et al. 1975, Visscher 1982, van Laar & Boon 1985, van Laar 1979, van Laar 1987, Pelzers 1988). Na 1988 is er in het stadsparkgebied geen nieuwe algehele inventarisatie van de zoogdierfauna meer uitgevoerd, maar zijn wel alle "losse" veldwaarnemingen genoteerd. Het laatste gebeurde ook in de wijde omgeving van de stad; op deze wijze kwamen de verspreidingskaarten van de haas en het konijn tot stand.

Verspreiding, habitatkeuze en aantalsontwikkeling van haas en konijn

Naast het verspreidingsonderzoek werd er op het Landgoed Schothorst tussen 1992 en 2004 twee keer per jaar een telling van het aantal aanwezige hazen en konijnen uitgevoerd. Deze tellingen vonden een keer ná de winter (omstreeks 15 maart) en een keer vóór de winter (omstreeks 15 oktober) plaats. Om na te kunnen gaan of de begroeiing van de terreinen en het daarop uitgevoerde beheer, althans wat betreft begrazing en hooien, van invloed waren op de verspreiding van de beide soorten, werden hierbij de percelen grasland en bos afzonderlijk geteld. Tijdens een telling werden de in het terrein aanwezige hazen door 10 tot 19 personen die op een onderlinge afstand van tien meter in een rechte lijn stonden opgesteld, geleidelijk voor zich uit gedreven, terwijl aan het einde en langs de randen waarnemers postvatten, die de vluchtende hazen en de eventueel naar een naastgelegen perceel uitgeweken hazen telden, mede om op een volgend traject dubbeltellingen te voorkomen. De telling

Tabel 2. Zoogdiersoorten die tussen 1975 en 2005 in het Stadspark Schothorst zijn aangetroffen. Tussen []: soorten die in het aangrenzende dekzandgebied zijn waargenomen of in braakballen van de kerkuil (*Tyto alba*) zijn aangetroffen.

Table 2. Mammal species observed in the City Park of Schothorst between 1975 and 2005. Between []: species that have been found in adjacent areas or were found in pellets of barn owl (*Tyto alba*).

Orde	Soort	
Insekteneters – Insectivora	Egel	<i>Erinaceus europaeus</i>
	Bosspitsmuis	<i>Sorex cf. araneus</i>
	[Dwergspitsmuis	<i>Sorex minutus</i>]
	[Waterspitsmuis	<i>Neomys fodiens</i>]
	Huisspitsmuis	<i>Crociodura russula</i>
	Mol	<i>Talpa europaea</i>
Vleermuizen – Chiroptera	Watervleermuis	<i>Myotis daubentonii</i>
	Ruige dwergvleermuis	<i>Pipistrellus nathusii</i>
	Dwergvleermuis	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>
	Rosse vleermuis	<i>Nyctalus noctula</i>
	Laatvlieger	<i>Eptesicus serotinus</i>
	Grootoorvleermuis	<i>Plecotus auritus</i>
Hazen en konijnen – Lagomorpha	Haas	<i>Lepus europaeus</i>
	Konijn	<i>Oryctolagus cuniculus</i>
Knaagdieren – Rodentia	Eekhoorn	<i>Sciurus vulgaris</i>
	Rosse woelmuis	<i>Clethrionomys glareolus</i>
	Woelrat	<i>Arvicola terrestris</i>
	Muskusrat	<i>Ondatra zibethicus</i>
	Aardmuis	<i>Microtus agrestis</i>
	Veldmuis	<i>Microtus arvalis</i>
	Dwergmuis	<i>Micromys minutus</i>
	Bosmuis	<i>Apodemus sylvaticus</i>
	Bruine rat	<i>Rattus norvegicus</i>
	Huismuis	<i>Mus domesticus</i>
Roofdieren – Carnivora	Vos	<i>Vulpes vulpes</i>
	Hermelijn	<i>Mustela erminea</i>
	Wezel	<i>Mustela nivalis</i>
	Bunzing	<i>Mustela putorius</i>
Evenhoevigen – Artiodactyla	Ree	<i>Capreolus capreolus</i>

van het aantal wegvluchtende konijnen gebeurde vooral door de waarnemers, die al op hun posten stonden voordat de “drijvers” het veld betraden. De hierbij afgelegde route begon aan de zuidoostkant en eindigde aan de zuidwestzijde van het landgoed en liep voor ongeveer een derde deel door grasland, een derde door bos en een derde door of langs struweel (figuur 3). Deze methode van tellen komt overeen met die bij an-

dere grondbewonende dieren, zoals bij voorbeeld bij de patrijs (*Perdix perdix*) wordt toepast (Birkan & Jacobs 1988). Elke telling nam ruim een uur in beslag en werd in de ochtenduren, tussen 9:30 en 11:00 uur, uitgevoerd. Doordat de graslanden op het Landgoed Schothorst volgens een vast, jaarlijks terugkerend programma beweide of gehooïd worden, kon tevens worden nagegaan of de gelijktijdige aanwezigheid van

grote grazers in het terrein invloed had op de hazen. De aanwezigheid van het konijn en zijn voorkeur voor bepaalde terreintypen, kon door zijn gebondenheid aan het hol wat gemakkelijk er worden vastgesteld dan bij de haas.

Resultaten

Veranderingen in de samenstelling van de zoogdierfauna

De inventarisatie tussen 1975 en 2004 leverde een lijst met 27 soorten op (zie tabel 2). De waterspitsmuis (*Neomys fodiens*), die in de jaren zeventig nog talrijk in het aan de zuidkant van het Landgoed Schothorst gelegen dal van de Kooperwetering voorkwam (van Laar 1980), werd in het eigenlijke parkgebied niet aangetroffen. Voor deze soort is echter, evenals voor de soorten vissen en amfibieën die in deze omgeving leefden, in 1986 ter compensatie voor de bouw van de wijk Schothorst-Noord het aan het Landgoed Schothorst grenzende moerasgebiedje De Breede Goren aangelegd. De dwergspitsmuis (*Sorex minutus*) is uit het parkgebied alleen uit de braakballen van de kerkuil (*Tyto alba*) bekend, die er in 1971 in een (voormalige) boerderij broedde. Daarnaast is de dwergspitsmuis van enige plaatsen in het aangrenzende dekzandgebied bekend (van Laar 1979).

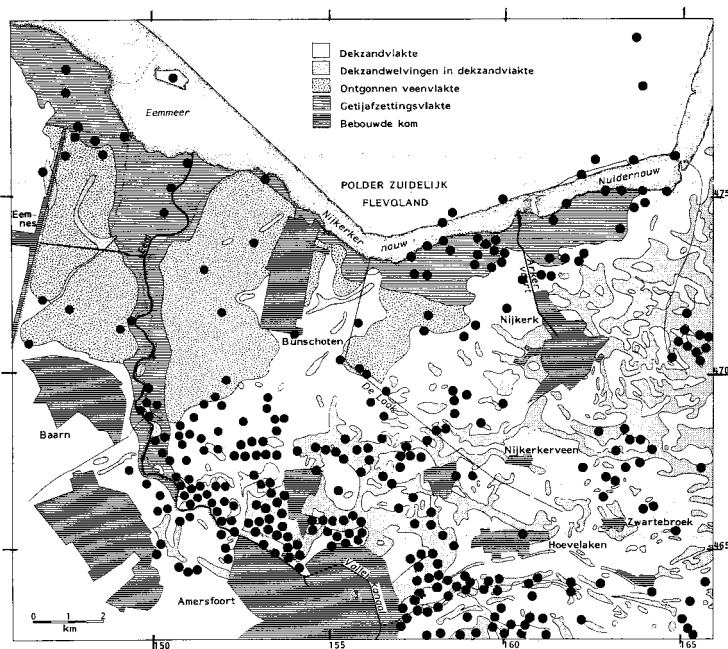
Uit de “losse” veldwaarnemingen van de afgelopen jaren blijkt dat zich nadien enkele veranderingen in de soortensamenstelling hebben voorgedaan. De eekhoorn (*Sciurus vulgaris*), die tot omstreeks 1960 op het Landgoed Schothorst voorkwam (Grimbergen et al. 1975), maar er, even als in de meeste andere kleinere bosgebieden in de Gelderse Vallei, verdween als gevolg van een onbekende ziekte, waarvan het meest opvallende symptoom was dat de dieren slecht in het haar zaten en dikwijls kale staarten hadden (eigen waarneming), wist zich er opnieuw te vestigen. Op 9 oktober 1993 zag men hier weer voor het eerst een eekhoorn, daarna pas weer één op 1 oktober 1996 en vanaf 11 november 1997 tot op heden jaarlijks twee of drie indi-

viduen. Migratie bij eekhoorns treedt vooral in de herfst op (Gurnell 1987).

De ree (*Capreolus capreolus*) was in de periode dat het landgoed nog deel uitmaakte van het agrarische gebied, alleen in de winter een vaste bewoner van het gebied. Vanaf 1968 verbleven er jaarlijks gedurende de winter een tot vier individuen in het beboste gedeelte. Vermoedelijk ging het steeds om dieren die deel uitmaakten van de groepen reeën die in gebieden ten westen (Landgoed Coelhorst en De Schans) en ten noordoosten (de voormalige eikenhakhoutbosjes aan de Zielhorsterlaan) van het Landgoed Schothorst verbleven. Na het rooien van deze bosjes, begin oktober 1986, vertoonden de hier huizende reeën zich op allerlei plaatsen in de omgeving, zelfs tot in de bebouwde kom van Amersfoort en in de aangrenzende poldergebieden (Visscher 1987). Op het Landgoed Schothorst werd in het vroege voorjaar van 1990 voor het laatst een ree waargenomen, dat wil zeggen, in het zelfde jaar als waarin de nieuwbouw het Stadspark grotendeels afsloot van het aangrenzende landelijke gebied. Via de corridor aan de westkant van het park komen kennelijk geen reeën meer naar het parkgebied toe (hier zijn op 7 oktober 1988 voor het laatst reeën waargenomen).

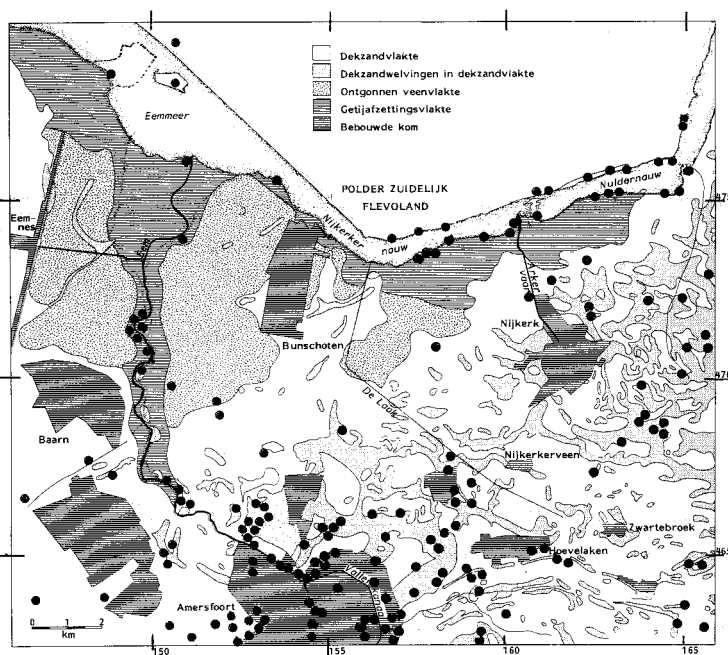
Een nieuwkomer is de muskusrat (*Ondatra zibethicus*), die het Landgoed Schothorst via een singel langs de wijk Schothorst vanuit het buitengebied bij de Eem wist te bereiken. De eerste twee individuen lieten zich op 30 maart 1988 zien in het aan deze singel grenzende moerasgebiedje De Breede Goren, in het seizoen waarvan bekend is dat de muskusrat een sterke neiging tot migreren heeft (Verkaik 1991). Hoewel zij hier geen schade aanrichtten, en eerder gewaardeerd werden door hun graverijen waarmee zij reliëfverschillen in de uniforme oevers aanbrachten, meende de afdeling Muskusrattenbestrijding van de Provincie Utrecht toch dat bestrijding noodzakelijk was. Desondanks komt de muskusrat thans ook in andere, nieuw aangelegde waterpartijen in het Stadspark voor.

Ook de vos (*Vulpes vulpes*) heeft zich er pas onlangs gevestigd. Op 28 april 1993 lagen er op



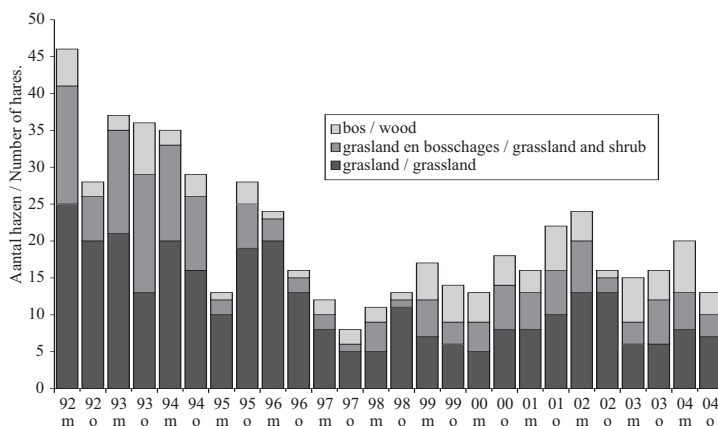
Figuur 4. Vindplaatsen van de haas (*Lepus europaeus*) in het dekzand- en poldergebied ten noorden van Amersfoort tussen 1967 en 2000. De ondergrond van de kaart (naar Ten Cate & Maarleveld 1974) geeft de geomorfologische situatie aan van vóór de grote stadsuitbreidingen tussen 1982 en 2000.

Figure 4. The distribution of the brown hare (*Lepus europaeus*) on the cover-sands and in the polders north of the town of Amersfoort between 1967 and 2000. The background of the map (based on Ten Cate & Maarleveld 1974) shows the geomorphological situation before the big building projects between 1982 and 2000.



Figuur 5. Vindplaatsen van het konijn (*Oryctolagus cuniculus*) in het dekzand- en poldergebied ten noorden van Amersfoort tussen 1967 en 2000. De ondergrond van de kaart (naar Ten Cate & Maarleveld 1974) geeft de geomorfologische situatie aan van vóór de grote stadsuitbreidingen tussen 1982 en 2000.

Figure 5. The distribution of the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) on the cover-sands and in the polders north of the town of Amersfoort between 1967 and 2000. The background of the map (based on Ten Cate & Maarleveld 1974) shows the geomorphological situation before the big building projects between 1982 and 2000.



Figuur 6. Aantallen waargenomen hazen (*Lepus europaeus*) in open grasland, in grasland met bosschages (struweel, houtwallen en houtsingels) en in bos, respectievelijk in maart (m) en in oktober (o), 1992-2004.

Figure 6. Numbers of brown hares (*Lepus europaeus*) observed in grasslands, grasslands mixed with shrub, hedgerows and hedges, and in woods, during March (m) and October (o), 1992-2004.

het Landgoed Schothorst voor het eerst verse feces, maar het duurde nog tot 15 oktober 2001 voor dat een volwassen individu zich liet zien. Sinds 1992 is de vos in het omliggende buitengebied een regelmatige gast en wordt hij er ook geschoten. Het ligt voor de hand te veronderstellen dat vossen zich van hieruit naar de groengebieden in de bebouwde kom verspreiden.

Verspreiding, habitatkeuze en aantalsontwikkeling van haas en konijn

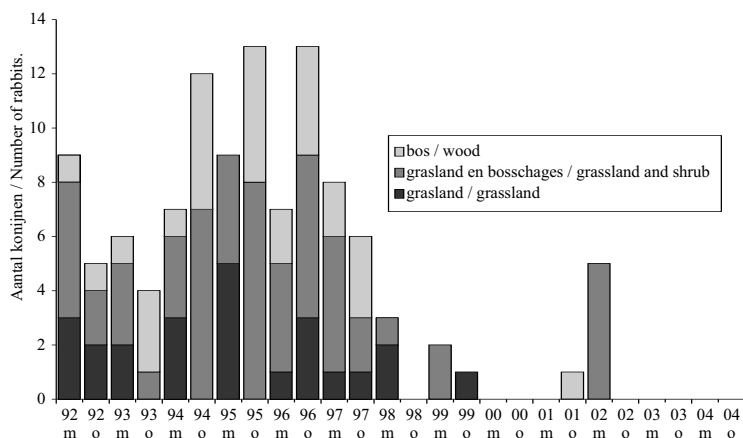
Verspreiding

Zowel de haas als het konijn kwamen reeds op het Landgoed Schothorst voor toen het nog deel uitmaakte van het agrarische gebied van Hoogland (figuur 4 en 5). Hazen waren er algemeen en tot 1 januari 1978 werden zij nog jaarlijks bejaagd. Het is ons niet bekend hoeveel dieren er in die tijd voorkwamen en hoe hoog het jaarlijkse afschot was. Het konijn was er niet talrijk en kwam alleen zeer plaatselijk, in taluds, voor (Grimbergen et al. 1975). Tijdens de zoogdierinventarisaties in de jaren tachtig lieten haas en konijn zich regelmatig zien in het tot Stadspark bestemde gebied. Ook in de terreinen die thans nog een agrarische bestemming hebben en in de corridor zijn gelegen, bleken toen hazen en konijnen voor te komen (Nollen & Onck 2004). Tussen 1990 en 2005 was dit wat betreft de haas nog steeds het geval. Volgens de eigenaar van dit gebied is het konijn hier na 2002 niet meer gezien.

Habitatkeuze

Tijdens alle voorjaars- en najaarstellingen werden hazen zowel in de graslanden als in de bospercelen en bosschages aangetroffen (figuur 6). Onder de dertien maarttellingen waren er vijf (1998, 1999, 2000, 2003 en 2004) met meer hazen in het bos, de struweelbosjes en houtwallen dan in de open graslanden. Tijdens de oktobertellingen was dit eveneens vijf keer het geval (1993, 1999, 2000, 2001 en 2003). Maar ook op deze momenten verbleef nog ongeveer 40% van de hazen in grasland, zodat we in het algemeen kunnen stellen dat de hazen zich overdag het meeste in open grasland ophouden, maar daarnaast het bos, de struwelen en houtwallen dikwijls als rustplaats opzoeken. Tapper & Barnes (1986) vermelden dat hazen vooral 's winters veelvuldig van bossen, houtwallen en hagen als rustplaatsen gebruik maken.

Tijdens de maarttellingen bleek dat tussen de 32% en 67% van de in grasland aanwezige hazen er samen met runderen en/of schapen voorkwam; bij de oktobertellingen lagen de percentages tussen de 8,5 en 57. Hazen blijken weilanden waar vee graast dus niet te mijden. Ook in jaren waarin de totale hazenstand laag was zijn er hazen in begraasde weilanden aangetroffen, terwijl er in de nabijheid grasland gelegen was waar geen vee liep en evenmin andere hazen aanwezig waren. Opvallend wat dit betreft is ook dat de huisweide De Komhoek, waar jaarrondbe-grazing plaatsvindt (met 4 tot 6 runderen en cir-



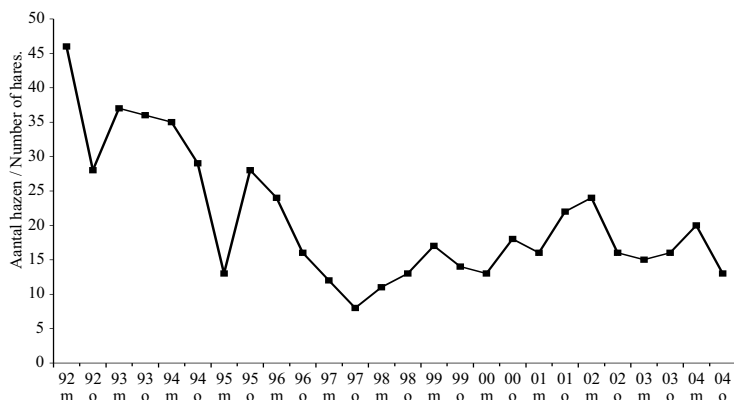
Figuur 7. Aantallen waargenomen konijnen (*Oryctolagus cuniculus*) in open grasland, in grasland met bosschages (struweel, houtwallen en houtsingels) en in bos, respectievelijk in maart (m) en in oktober (o), 1992-2004.

Figure 7. Numbers of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) observed in grasslands, grasslands mixed with shrub, hedgerows and hedges, and in woods, during March (m) and October (o), 1992-2004.

ca 5 schapen), zowel bij tien van de voorjaarsstellingen als bij tien van de najaarsstellingen het hoogste aantal hazen is waargenomen. Weliswaar is dit grasland het grootste van de onderzochte graslanden (zie tabel 1), maar ook omgerekend naar het aantal hazen per hectare heeft het meestal de hoogste hazenstand. Kenmerkend voor dit grasland is het ruige, hobbelige oppervlak, niet in de laatste plaats veroorzaakt door het grote aantal molshopen. Hier vinden de hazen vele verdiept gelegen plekken om hun leger in te richten. Volgens Frylestam (1976) zouden hazen weilanden prefereren boven (uitgegroeide) hooilanden, maar zou de dichtheid van de hazenpopulatie er teruglopen zodra er ook rundvee aanwezig is. Tevens zouden zij gedeelten van het weiland opzoeken waar op dat moment geen run-

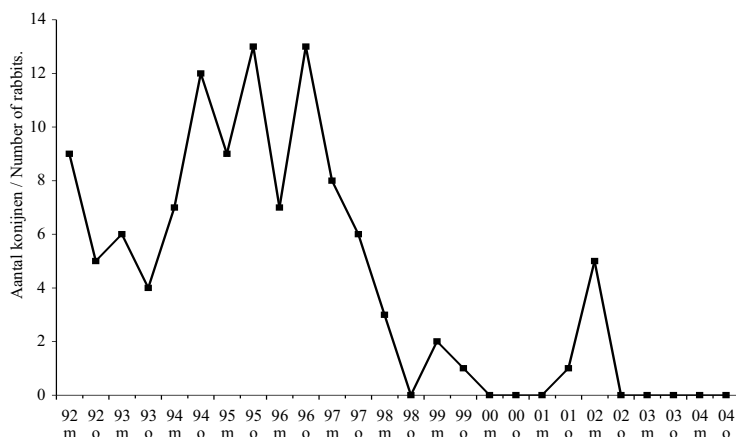
deren grazen en daarbij een afstand van 150 m bewaren. Volgens Tapper et al. (1991) zouden hazen weilanden met hoge veedichtheden mijden. Van de Wal et al. (1997) vermelden overeenkomstige ervaringen met hazen in duingraslanden.

In de open graslanden troffen we wel graasplaatsen aan, maar geen woonplaatsen van konijnen. Hun holen lagen dikwijls in aangrenzende taluds van greppels, dus net buiten de invloed van het grazende vee. Overigens heeft het konijn zich in de huidige graslanden pas in 1984 gevestigd, nadat grote grazers als runderen en schapen gunstige voorwaarden voor een kleine grazer als het konijn hadden geschapen, met name plekken met een korte, niet-ruige vegetatie; er was hier dus sprake van facilitatie (Oosterveld 1983, van Laar & Boon 1985, Bakker 2003). Zoals figuur 7 laat



Figuur 8. Aantallen waargenomen hazen (*Lepus europaeus*) tijdens tellingen in maart- (m) en oktober (o), 1992-2004.

Figure 8. Numbers of brown hares (*Lepus europaeus*) observed during March (m) and October (o) counts, 1992-2004.



Figuur 9. Aantallen waargenomen konijnen (*Oryctolagus cuniculus*) tijdens tellingen in maart (m) en oktober (o), 1992-2004.
Figure 9. Numbers of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) observed during March (m) and October (o) counts, 1992-2004.

zien heeft het konijn een voorkeur voor open graslandjes in combinatie met struweelbosjes, houtwallen en bosranden. In het bos kwamen tijdens de herfsttellingen meer konijnen voor dan in het voorjaar. In deze periode zijn in de bospercelen voor het konijn nog belangrijke voedselbronnen aanwezig, met name adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*), terwijl later, in de winter, braam (*Rubus fruticosus* s.l.) en de bast van struiken en jonge boompjes beschikbaar zijn (vergelijk Biadi & Le Gall 1993). Overigens moeten we er bij het interpreteren van de gegevens rekening mee houden dat het bij de waarnemingen vanaf oktober 1998 om zeer kleine aantallen gaat, waardoor de verkregen resultaten met voorzichtigheid moeten worden gehanteerd.

Aantalsontwikkeling

Figuur 8 laat zien dat na een hoge stand van 30-40 hazen tot 1995 een sterke daling van het aantal waargenomen hazen optreedt, met als dieptepunt acht hazen tijdens de herfst van 1997. Dit lage aantal was mogelijk mede een gevolg van stroperij met lichtbakken die circa vier maanden voor de herfsttelling plaatsvond. Daarna treedt een langzaam herstel van de stand op, maar het aantal hazen komt nauwelijks meer boven de 20 individuen en is daarmee op het landelijke niveau gekomen van ongeveer één haas per ha (vergelijk Broekhuizen 1976).

Het aantalsverloop van het konijn tussen 1992

en 2004 (figuur 9) vertoont sterkere schommelingen dan het aantalsverloop van de haas. Na een tweetal jaren (1992 en 1993) van neergang, volgen vier achtereenvolgende jaren met een relatief hoge stand. Vanaf 1997 zet een sterke daling in; na 2003 lijkt het konijn geheel te zijn verdwenen. Het feit dat in de laatste twee jaren ook buiten de teldagen geen enkel dier meer is waargenomen bevestigt dit.

Discussie

Veranderingen in de samenstelling van de zoogdierfauna

Het verdwijnen van de ree is waarschijnlijk toe te schrijven aan het geïsoleerd komen te liggen van het bosgebied ten opzichte van het buitengebied, ondanks het feit dat de oppervlakte aan dekking in de vorm van bos er met ruim een derde is toegenomen door de aanleg van twee nieuwe percelen en door spontane bosontwikkeling in een voormalig grasland. Onder dekking verstaan we hier, in navolging van Van Haaften (1968), het gebied waar de reeën zich tijdens slechte weersomstandigheden kunnen schuilhouden, waar zij zonder verstoord te worden kunnen herkauwen en waar zij 's winters voldoende voedsel (struiken, braam e.d.) kunnen vinden om de winter door te komen. Daarnaast

heeft het grasland zich door het gevoerde beheer, dat gericht is op de ontwikkeling van een zo groot mogelijke diversiteit aan gras- en kruidensoorten, voor de ree in gunstige zin als foerageergebied in de zomer ontwikkeld. Vergelijken met het nabijgelegen 80 ha grote (maar het omliggende agrarische gebied meegerekend, veel grotere) Landgoed Coelhorst, waar sedert 1956 een populatie van vier tot tien reeën leeft en met twee andere gebieden in de Gelderse Vallei, bij Scherpenzeel en Leusden, die wat betreft het landschap eveneens overeenkomst met het Landgoed Schothorst vertonen, zou men, gerekend naar de totale oppervlakte van het Stadspark (circa 100 ha) een aantal van ongeveer vier reeën kunnen verwachten (vergelijk Van Haaften 1968). In werkelijkheid is in het park alleen het Landgoed Schothorst (circa 20 ha, waarvan ongeveer 2 ha dekking) voor de ree bewoonbaar. Ondanks het feit dat via de corridor reeën vanuit het Landgoed Coelhorst en omgeving het Landgoed Schothorst kunnen bereiken, blijkt dit niet te gebeuren. We moeten daarom aannemen dat het gebied voor de ree als onderdeel van een permanent leefgebied, minder aantrekkingskracht heeft gekregen, vooral ook door de geringe oppervlakte aan dekking. Hieraan zal ook de door bezoekers en hun honden veroorzaakte onrust hebben bijgedragen.

De eekhoorn heeft het bosgebied op het Landgoed Schothorst, ondanks het feit dat het op dat moment reeds door stedelijke bebouwing omringd was, opnieuw weten te bereiken. Of de eekhoorn er ook een vaste populatie heeft gevestigd is niet duidelijk; tot nu toe zijn er geen jongen waargenomen. Langs welke route de eekhoorns het Landgoed Schothorst bereikt hebben is moeilijk te zeggen. Mogelijk zijn zij vanuit het drie kilometer noordoostelijk gelegen Landgoed Hoevelaken via de houtsingels in het tussengelegen buitengebied en de hoge eiken langs de Schothorsterlaan gekomen. In dit bosrijke, circa 100 ha grote gebied hebben de eekhoorns ook de tijd waarin er elders in de Gelderse Vallei sprake was van een sterke achteruitgang of zelfs verdwijnen, kunnen overleven.

Twee soorten, de muskusrat en de vos, hebben het gebied voor het eerst bereikt nadat zij eerst het omringende landelijke gebied hadden gekoloniseerd.

Als verspreidingsroutes konden de vos, de eekhoorn en de muskusrat respectievelijk gebruik maken van de corridor met weilanden, greppels en houtsingels tussen het park en het buitengebied die aan de westkant van Hoogland is gelegen, van oude bomenrijen die langs wegen door de bebouwde kom naar een buitengebied met houtsingels en bos lopen en van nieuw gegraven waterlopen die vanuit de stad aansluiten op wateren in het buitengebied. Het is te verwachten dat de vos zich zo niet tot een vaste bewoner, dan toch als een frequente bezoeker van het Stadspark zal ontpoppen, net zo als dat in andere steden met grote oppervlakten aan tuinen, parken, begraafplaatsen, volkstuincomplexen en spoorwegterreinen het geval is (Harris 1986, Gloor et al. 2003).

Hoe het de andere in het parkgebied waargenomen zoogdiersoorten is vergaan, is niet bekend. Een aantal heeft zich in elk geval, zo blijkt uit recente veldwaarnemingen en dood gevonden dieren, weten te handhaven. Hierbij zijn waarschijnlijk niet alleen een voldoende grote oppervlakte aan verschillende typen terreinen, maar ook de ingevoerde natuurbeheermaatregelen op en om het Landgoed Schothorst van belang geweest. Zij hebben geleid tot een verandering van een sterk agrarisch beïnvloede naar een meer natuurlijke omgeving, waardoor de structuur en soortenrijkdom van de vegetaties in het bos, de bosranden, de graslanden en de akkers zijn toegenomen. Daarnaast zijn maatregelen genomen die mede voor zoogdieren gunstig zijn, zoals het afschaffen van het gebruik van bestrijdingsmiddelen, het verschrallen van de bodem en de daaruit volgende extensievere beweiding, het laten staan van dode en holle bomen in het bos en langs de lanen, het laten overstaan van ruigte-stroken langs greppels, het tolereren van akkeronkruiden, een "rommelige" inrichting van een replica van een middeleeuwse boerderij met een erf met schuilplaatsen als houtstapels en dergelijke en de inrichting van een kelder als

winterverblijfplaats voor vleermuizen. Er zijn echter ook beheereffecten opgetreden die voor zoogdieren minder gunstig zijn, zoals het slepen van hooiland en het machinaal maaien, waarvan onder andere jonge hazen het slachtoffer kunnen worden.

Haas

Broekhuizen (1982) en Strauss & Polmeyer (2000) gaan in op de oorzaken van de algehele achteruitgang van de haas in Nederland en in andere delen van Europa. Deze auteurs leggen een verband met het verdwijnen van een gevarieerde vegetatie, met name van de kruidachtige planten en van de dekking biedende kleine landschapselementen uit het cultuurlandschap als gevolg van de rationalisatie van de landbouwmethoden. Volgens Schneider (1995) heeft ook de sterke bemesting van het agrarisch gebied en het daarmee samenhangende hoge stikstofgehalte van de voedselplanten tot gevolg gehad dat de hazenstand teruggelopen is. Een hoge nitraatbelasting leidt tot fysiologische storingen, zoals een geringere vertering, een verhoogde excretie en een grotere waterbehoefte. Waar hazen kunnen kiezen, blijken zij nitraatrijke voedingsgewassen te mijden. Aangezien de graslanden op het Landgoed Schothorst en elders in het Stadspark niet extra bemest worden en het beheer gericht is op het bevorderen van een gevarieerde begroeiing aan grassoorten en kruidachtige planten, nemen we aan dat de kwaliteit van het voedsel niet de oorzaak van de terugval in het aantal hazen is geweest. Ook is er geen sprake van een tekort aan dekkingsmogelijkheden, omdat er meer kleine landschapselementen zijn bijgekomen dan er zijn verdwenen. Eerder denken wij dat de stedenbouwkundige ontwikkeling rond het Landgoed Schothorst een rol heeft gespeeld in de achteruitgang van het aantal hazen. In de loop van de jaren negentig van de vorige eeuw sneed de bouw van de woonwijken Zielhorst aan de oostzijde en Kattenbroek aan de noordzijde het gebied steeds meer af van het buitengebied. Hierdoor raakten niet alleen de hazen op het

Landgoed Schothorst een groot deel van hun achterland (foerageergebieden, zoals open akkerlanden), maar ook de hazen uit de bredere omgeving het bosgebied als verblijfgebied gedurende de winter kwijt. In de zelfde periode kromp ook hun areaal binnen het omliggende parkgebied verder in door de aanleg van sport- en recreatieterreinen, waterpartijen, plantsoenen en dergelijke. Daar staat tegenover dat door de invoering van een extensief maaibeheer sedert de zomer van 1996 het overgrote deel van de grasmat op de recreatievelden en in de bermen in het nieuw aangelegde deel van het Stadspark een natuurlijker karakter heeft gekregen. Dit had reeds in het zelfde jaar een gunstig effect op de levensmogelijkheden van de hazen: ook in het randgebied van het landgoed werden weer regelmatig hazen gezien en in september werd er een nestje met twee jongen gevonden. De toekomst zal moeten leren of deze uitbreiding van het achterland tot gevolg zal hebben dat het aantal hazen dat 's winters op het landgoed verblijft zal toenemen.

Uit de verspreidingskaartjes (figuur 4 en 5) blijkt dat zowel de haas als het konijn algemeen ten westen, ten noorden en ten oosten van Amersfoort voorkomen. Beide soorten lijken een voorkeur te hebben voor de hogere, reliëfrijke dekzandgebieden, al geeft de stippenzwerm in deze gebieden een enigszins overtrokken beeld doordat er in de onmiddellijke omgeving van de stad meer veldbezoeken plaatsvonden dan in de overige gebieden. Toch zijn ook de lage dekzandgebieden, de Eempolders en de Polder Arkemheen in voldoende mate bezocht om hier een beeld van de verspreiding te verkrijgen. In de beide polders lijkt de haas meer voor te komen in de gebieden waar tijdens de jaarlijkse overstromingen van de voormalige Zuiderzee klei op het veen is afgezet. Hier is meer reliëf aanwezig, dan in de vlakke veenpolders, onder andere in de vorm van zomer- en winterdijken, maar misschien is in deze poldergedeelten ook de kwaliteit van het voedsel beter. Op de schrale zandgronden van de Utrechtse Heuvelrug ten westen van Baarn, Soest en Amersfoort komt de haas niet of nauwelijks voor. Het konijn mijdt de

lage dekzand- en poldergebieden. Waar op het kaartje in deze gebieden toch een stip is ingetekend, heeft deze betrekking op konijnen die hier door toedoen van de mens zijn gekomen: in de dekzand- en veenvlakte ten noorden van Amersfoort (Polder Zeldert) en ten westen van Nijkerk gaat het om konijnen die respectievelijk in een zanddijk om een voormalig gronddepot en op een terrein van een drinkwaterpompstation leven. De konijnen die op de recreatiestrandjes bij de Huizerbrug, de jachthaven 't Raboes aan de Eemmonding, de dijk langs de Poldermaten ten westen van Spakenburg, de dijk langs de Eem bij Eemdijk en Eembrugge en het westelijke gedeelte van de voormalige Zeedijk langs de Polder Arkemheen voorkomen of voorkwamen zijn uit gevangenschap ontsnapte dieren en nakomelingen daarvan (omwonenden en agrariërs, mondelinge mededeling). Dikwijls vertonen deze konijnen door hun grootte en kleur nog kenmerken die alleen bij gedomesticeerde dieren voorkomen. De konijnen op de Grebbeliniedijk en aanliggende voormalige militaire werken langs de Eem bij Amersfoort lijken van wilde oorsprong te zijn; hun verspreidingsgebied sluit aan op dat in het hoge dekzandgebied. In tegenstelling tot de haas komt het konijn ook binnen de bebouwde kom voor. Hierbij gaat het steeds om fabrieksterreinen, werven, braakliggende gebieden, sportparken, recreatiegebieden, geluidwallen en emplacementen, die meestal aan een spoorlijn of een hoog wegtalud grenzen. Zeker de dijkvormige zandlichamen van spoorlijnen zijn belangrijke verspreidingsroutes voor het konijn (Broekhuizen 1983). Op het aangrenzende deel van de Utrechtse Heuvelrug is het konijn algemeen. Een vergelijking van de figuren 1 en 4 laat zien dat door de stadsuitbreiding een aanzienlijk deel van het verspreidingsgebied van de haas verloren is gegaan.

Het valt moeilijk uit te maken of bepaalde individuen, eventueel door omstandigheden gedwongen, een voorkeur voor een van de terreintypen als rustplaats hebben of dat de verdeling van de individuele hazen over de terreinen willekeurig is en van dag tot dag kan wisselen. Om dat te kunnen vaststellen zou er onderzoek

met gemerkte dieren moeten worden uitgevoerd. Hazen zijn over het algemeen trouw aan hun legers en daarbij verdraagzaam ten opzichte van elkaar (Pielowski 1972). Alleen bij schaarste aan voedsel zouden zij tijdens de voortplantingstijd territoriaal gedrag vertonen en zich 's winters over grotere afstanden verplaatsen. De gemiddelde grootte van de home range van hazen in de IJsselstreek van Nederland bedraagt 29 ha (Broekhuizen & Maaskamp 1982), in Polen circa 20 ha (Pielowski 1972), in Groot-Brittannië 20 tot 40 ha (Tapper et al. 1991), op het Nederlandse waddeneiland Schiermonnikoog tot circa 30 ha (van de Wal et al. 1997) en op het slechts 80 ha grote Deense waddeneiland Langli gemiddeld 16 ha (Hagberg Kleist 1995). We mogen derhalve aannemen dat, in principe, elke haas die op het Landgoed Schothorst voorkomt het gehele gebied, alsmede de naaste omgeving ervan, als levensgebied kan benutten. Uit het onderzoek van Tapper & Barnes (1986) bleek dat hazen 's nachts op geheel andere plaatsen kunnen foerageren dan waar zij zich overdag schuil houden. De keuze van een foerageerplaats hangt vooral samen met het ontwikkelingsstadium van de gewassen.

Opvallend is dat er slechts kleine verschillen tussen de aantallen hazen in het voorjaar en de herfst zijn en dat de stand in de loop van de jaren ongeveer gelijk blijft. De lage voorjaarsstand van 1995 zou een gevolg kunnen zijn van de zeer natte weersomstandigheden in de voorafgaande periode, die in dat jaar in geheel Nederland tot een lage hazenstand leidden (La Haye et al. 1998).

Konijn

Eén van de oorzaken van de achteruitgang, respectievelijk het verdwijnen van het konijn is waarschijnlijk het optreden van het calicivirus dat het Viraal Haemorrhagisch Syndroom (VHS) veroorzaakt. Een konijn met symptomen van deze dodelijke ziekte werd op 10 maart 1996 voor het eerst op het Landgoed Schothorst waargenomen. Mogelijk zijn in deze periode ook

de konijnen die elders in het Stadspark voorkwamen verdwenen. De daling van het aantal konijnen op het Landgoed Schothorst volgt in grote trekken de afname die zich ook elders op de pleistocene zandgronden heeft voorgedaan (Bijlsma 2004, Dijkstra 2005). Het is opvallend dat in jaren waarin het aantal konijnen op het Landgoed Schothorst terugloopt, er in die jaren in de herfst minder konijnen voorkwamen dan in het voorjaar, terwijl in jaren met een opgaande lijn het omgekeerde het geval is. De uitkomsten van konijntellingen in vijf Nederlandse duingebieden laten eveneens een dergelijk patroon zien; alleen in het duingebied bij Egmond-Zuid (Drees 1992a) blijken elk jaar meer konijnen in de herfst dan in het voorjaar aanwezig. Hier leeft echter gemiddeld een ongeveer twee keer zo grote konijnenpopulatie als in de vier andere duingebieden. Misschien dat in een grote populatie het aantalsverloop stabiel is dan in een kleine populatie, of misschien dat ook een telfout de uitkomsten bij een kleine populatie sterker beïnvloedt. Snater & Baeyens (1995) vermoeden dat deze verschillen tussen voorjaars- en herfsttellingen te maken hebben met kort voor de telling optredende verstoringen, zoals jacht en recreatie, en met de aard van de vegetatie; vooral in beboste terreingedeelten zijn in de herfst door de dan nog aanwezige ondergroei konijnen moeilijker waar te nemen. Daarnaast zijn de weersomstandigheden van invloed op het aantal konijnen dat zich op een bepaald moment boven de grond bevindt (Wallage-Drees 1986).

Een andere verklaring voor het uitsterven van het konijn zou een te klein geworden populatie kunnen zijn, dus het eilandeffect. Vergeleken met sommige andere geïsoleerd gelegen vindplaatsen in Nederland, zoals bij voorbeeld in Noord-Groningen, lijkt er echter voor het konijn voldoende terrein in het Stadspark aanwezig om een blijvende populatie te huisvesten. Volgens Drees (1992b) geldt in het algemeen gesproken dat geïsoleerde populaties zich in een gebied van minder dan 2 ha niet kunnen handhaven. De toekomst zal moeten leren of het konijn het Stadspark en daarmee het Landgoed Schothorst vanuit het buitengebied kan herbevolken. De corridor die het

park met het ten westen ervan gelegen landelijke gebied verbindt zou daarbij als migratieroute kunnen dienen. Een andere mogelijkheid is dat zich op den duur weer een populatie konijnen in het Stadspark vestigt als nakomelingen van losgelaten huiskonijnen. Tamme konijnen, waaronder individuen met een witte of zwarte vachtkleur waren al eerder (in 1985, 1986, 1992, 1993 en 1997) op het Landgoed Schothorst waargenomen; zij waren er hoogst waarschijnlijk als onhandelbare kindervriend door omwonenden losgelaten. Al eerder is gebleken, zoals bij voorbeeld in het Amsterdamse Bos en in Noord-Groningen (Drees 1992b), dat uit ontsnapte huiskonijnen een levensvatbare, in het wild levende populatie kan ontstaan.

Vergelijking van de figuren 1 en 5 laat zien dat door de stadsuitbreiding, evenals in het geval van de haas, ook een aanzienlijk deel van het verspreidingsgebied van het konijn verloren is gegaan en dat voor het konijn, zeker in combinatie met de recente stadsuitbreiding bij Hooglanderveen (de Vinexwijk Vathorst), zelfs een wig in het natuurlijke verspreidingsgebied is geslagen. Hierdoor is vooral de populatie langs de Grebbeliniedijk en in het hoge dekzandgebied ten westen van Hoogland geïsoleerd geraakt. Voor deze konijnen vormt de Eem met zijn steile, houten damwanden waarschijnlijk een moeilijk te nemen barrière, zodat uitwisseling met konijnenpopulaties op de Utrechtse Heuvelrug hier niet te verwachten is.

We nemen aan dat de uitkomsten van de konijntellingen minder nauwkeurig zijn dan die van de haas. Voor het vaststellen van de aantallen van deze dieren verdienen het telmoment een vroeger uur op de dag (vergelijk Mykytowycz & Rowley 1958, Wallage-Drees 1986) en andere telmethoden de voorkeur (vergelijk Snater & Baeyens 1995, Bestman & Cornelissen 1998, Bankert et al. 2003).

Eilandeffect

Toch moeten wij ons blijven afvragen of de hierboven beschreven combinatie van ontwerp, inrichting en beheermaatregelen voldoende is ge-

weest om ook in de toekomst een soortenrijke zoogdierfauna in het Stadspark te behouden. Onderzoek naar het effect van het verkleinen van natuurlijke bosgebieden door houtkap, waarbij de resterende fragmenten als continentale eilanden in een “ongastvrije zee” van jonge bosaanplantingen komen te liggen, heeft laten zien dat het aantal zoogdiersoorten in zulke geïsoleerd liggende gebieden altijd in aantal achteruitgaat; vooral de sterk gespecialiseerde bosbewonende soorten zijn gevoelig voor dergelijke areaalverkleiningen (Harris 1984). Opmerkelijk is echter dat dit eilandeffect zich bij de bosbewonende soorten op het Landgoed Schothorst niet heeft voorgedaan: watervleermuis (*Myotis daubentonii*), ruige dwergvleermuis (*Pipistrellus nathusii*), rosse vleermuis (*Nyctalus noctula*), grootoorvleermuis (*Plecotus auritus*), eekhoorn, bosmuis (*Apodemus sylvaticus*) en rosse woelmuis (*Clethrionomys glareolus*) zijn nog steeds in het gebied aanwezig. Voor deze soorten is de oppervlakte aan habitat, vergeleken met hun situatie in het vroegere agrarische gebied, echter gelijk gebleven of toegenomen. We weten natuurlijk niet of er in het stadsparkgebied meer bosbewonende soorten zouden voorkomen als het binnen een uitgestrekt bosareaal had gelegen. Ook andere, met name grote zoogdiersoorten zouden er dan misschien onderdeel van de fauna zijn geweest. Met andere woorden, de werkelijke verarming van de bosfauna heeft zich waarschijnlijk al ingezet op het moment dat het gebied tot cultuurland was ontgonnen. Blijkbaar vonden alleen de kleinere zoogdiersoorten in de resterende bossnippers een nog voldoende groot areaal om zich te handhaven.

Dat een toenemende mate van isolatie ook in parken een verarming van de zoogdierfauna tot gevolg kan hebben, blijkt uit het voorbeeld van het Amsterdamse Vondelpark. Dit 48 ha grote park is geheel door sterk verstedelijkt gebied omgeven en daardoor in de loop van de laatste honderd jaar voor zoogdieren vanuit het buitengebied steeds moeilijker bereikbaar, thans geheel onbereikbaar geworden. De wezel (*Mustela nivalis*) werd er aan het begin van de twintigste eeuw voor het laatst gezien, de veld-

muis (*Microtus arvalis*) is er sedert de jaren vijftig van dezelfde eeuw niet meer waargenomen en de mol (*Talpa europaea*) is er, na er te zijn uitgeroeid, niet meer teruggekeerd. De egel (*Eri-naceus europaeus*) is er uitgezet, maar weet zich door het intensieve onderhoud alleen te handhaven in het parkgedeelte dat aan grote villatuinen grenst. Halverwege de jaren vijftig is ook de eekhoorn er losgelaten, maar er recent uitgestorven. De kans dat hij vanuit het Rembrandtpark, dat op een afstand van circa 600 m ten westen van het Vondelpark is gelegen terugkeert, wordt klein geacht. De bosmuis en de ruige dwergvleermuis zijn de enige soorten die er nog van nature voorkomen. De overige in of nabij het park waargenomen zoogdieren zijn gebouwde wonende soorten, zoals de dwergvleermuis (*Pipistrellus pipistrellus*), de laatvlieger (*Eptesicus serotinus*), de bruine rat (*Rattus norvegicus*) en de huismuis (*Mus domesticus*). Zij gebruiken het park hoofdzakelijk als foerageergebied (Melchers 1997, Melchers 2001; M. Melchers, mondelinge mededeling).

Een ander opmerkelijk verschijnsel is het feit dat tendensen die zich op landelijk niveau bij zoogdiersoorten voordoen zich ook uiten in het Stadspark Schothorst. Het verdwijnen en het na vele jaren weer terug keren van de eekhoorn, de recente uitbreiding van de muskusrat en de vos en het verdwijnen van het konijn zijn er voorbeelden van. Ook bij andere diergroepen, zoals de dagvlinders, bleek dat hun aan- of hun afwezigheid of de aantallen waarin zij op het Landgoed Schothorst voorkomen, parallel liepen met de landelijke ontwikkelingen (J. de Gooijer, mededeling). Dit wijst er op dat de diersoorten in het Stadspark niet in een volkomen geïsoleerde situatie leven en gelijktijdig op de zelfde omgevingsfactoren reageren als hun soortgenoten elders in Nederland.

Conclusies en aanbevelingen

Als conclusie van ons onderzoek menen we te mogen stellen dat zich tot nu toe binnen de zoogdierfauna van het Stadspark Schothorst het

verwachte eilandeffect heeft voorgedaan, te weten in de vorm van een verkleining van het oorspronkelijke leefgebied van de ree en de haas, waardoor de eerste er is verdwenen en de stand van de tweede is teruggelopen. Het is niet verwonderlijk dat het hier respectievelijk om de grootste en de op één na grootste herbivore zoogdiersoort gaat die in het Stadspark voorkwam/voorkomt. Ook het konijn is er uitgestorven. Echter, hiervan ligt de oorzaak niet in eerste instantie bij een areaalverkleining, maar waarschijnlijk bij een besmetting met het calicivirus dat het VHS veroorzaakt. In hoeverre ook de andere in het Stadspark voorkomende zoogdiersoorten onder invloed zijn gekomen van een verkleining van hun leefgebied valt tot nu toe niet te zeggen. Aannemelijk is echter dat een verdere afname in oppervlakte en een toenemend geïsoleerde ligging van een parkgebied binnen een stedelijke omgeving het voor meer zoogdiersoorten steeds moeilijker zal maken om zich er te handhaven.

De vanuit een oogpunt van ontwerp en inrichting interessante vraag hoe groot en hoe natuurlijk een park in het algemeen moet zijn om (in dit geval voor een dekzandgebied) een representatieve zoogdierfauna te kunnen herbergen, valt met het onderzoek in het Stadspark Schothorst niet te beantwoorden. Daarom verdient het naar onze mening aanbeveling om in het Stadspark en het gebied waarin de corridor is gelegen een nieuwe, algehele inventarisatie van de zoogdierfauna te gaan uitvoeren, zodat we de eventuele invloed van het eilandeffect verder kunnen volgen. Hierbij zal overigens ook onderzocht moeten worden wat de gevolgen zijn van het intensieve onderhoud en de recreatiedruk die de zoogdieren er plaatselijk ondervinden.

Nu er bovendien plannen zijn tot een stedelijke inrichting van het gebied ten zuidwesten van Hoogland, gekoppeld aan natuurontwikkeling bij De Schans en langs de voormalige loop van de Oude Eem (Anonymus 2004a, Anonymus 2004b), en er wellicht ook een verandering in de agrarische bestemming van het gebied van de corridor gaat optreden, lijkt de tijd aangebroken om na te gaan denken over een

voor de flora en fauna optimale inrichting van deze verbinding tussen park, natuurontwikkelingsgebied en buitengebied.

Dankwoord: Onze dank gaat naar Sim Broekhuizen (Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem, thans Alterra, Wageningen), die behulpzaam was bij de opzet van het onderzoek aan de haas en bij het bijeenbrengen van literatuur. Onze collega's Renée van Assema, Erik van Beers, Peter Blaauw, Willem Oxener, Theo Hotke en Guus Verstraten (Gemeente Amersfoort, Sector Stedelijke Ontwikkeling en Beheer) verstrekten ons gegevens over het ontwerp, de inrichting en het beheer van het Stadspark Schothorst of gaven logistieke ondersteuning. Marijke van Keulen (coördinator van het Vrijwilligersproject Landgoed Schothorst) wist in de loop van de jaren steeds weer velen te inspireren om aan de tellingen mee te doen. Niels Daan, de redactie van Lutra en twee anonieme referenten danken we voor hun voorstellen tot verbetering van eerdere versies van de tekst. Tellers waren: Ineke Abbink, Anneke Abma, Fleur Abma, Renée van Assema, Jannie Aikema, Orisa Ainyia, Willem Akkermans, Nandy van Ark, Sohrab Bayat, Ferry Been, Erik van Beers, Marian Berg, Niek van de Berg, Donald Bergen, Jan Jacob Bos, Ingrid van de Bos, Sjoke Bosch, Wilma van de Braber, Anneke Breemer, Kees van Brienens, Andries van de Brink, Jeroen Brons, Kees de Bruin, Joost Buddingh, Yuri Buvelot, Theo Buys, Ineke Chardon, Cilia de Coe, Kees Dingjan, Gradus van Dijk, Constance Drost, Jan Egelmeers, Ella van Essen, Sandra Frieling, Floor Gabriels, Rob Gabriels, Anton Gerritsen, Arie Grimbergen, Sjako Hartman, Fons Hemels, Rob Hemmelder, Karin Hendriks, Gerdi van der Herberg, Angelie van de Heyden, Joke van het Hof, Karen Hooft, Theo Hotke, Marga van Houten, Peter Houtman, Dirk Hup, Jenny Huijskens, Karin de Jong, Daniel Joppe, Eefje Kanis, Maria Kelly, Leo van Kessel, Frans Kleinmeulman, Marijke van Keulen, Jose van 't Klooster, Claudia Knop, Ronald Koster, John Kroon, Ron de Kroon, Joke de Kruijf, Vincent van Laar, Caren van Lammeren, Edwin van Leersum, Harry Linde, Lorraine Lonnee, Jacquya Matthews, Alex Meiborg, Henk Meyster, Jan Merkus, Remon Metaal, Daan Molenaar, Ilkka Nykanen, Carla Peters, Michiel Peters, Sandra Petersen, Heidi Pizo, Brigitte Pouwels, Harry Schippers, Simone Sieben, Chris van Steenberg, Sander Steman, Jacqueline van de Rest, Auk Rosendal, Aernout Rietkerk, Hans Rietmeier, Cora van de Sande, Saskia van der Schaft, Tineke van Schijndel, Harry Schippers, Jasper Schut, Chris Stoof, Hanne Soeters, Marjo Somers, Paul Stoffelen, Marjon Straathof, Erik Steenberg, Chris van Steenberg,

Quirijn Steenman, Kevin Swart, Nelly Swijnenburg, Andreas Thedieck, Ariette Thermoshuizen, Jacqueline Theunissen, Rene Theunissen, Nienke Timmer, Rene Uitham, Rinus bij de Vaate, Wilma Valkenburg, Jiska Veldhuis, Marc Verhoeven, Ton Verwey, Reineta Vink, Godfried Vis, Arie Visser, Rob Vleeming, Ynze Vlietstra, Angeline de Waele, Jan Walpoot, Peter van de Water, Theo van Wegen, Bert Weggelaar, Onno Weggelaar, Leon van der Wey, Sjoerd Wiersema en Melchior van de Zant.

Literatuur

- Anonymus 2004a. Visie Groen-Blauwe structuur. Gemeente Amersfoort, Amersfoort, Nederland.
- Anonymus 2004b. Uitvoeringsprogramma 2005-2008 Groen-Blauwe structuur. Gemeente Amersfoort, Amersfoort, Nederland.
- Bakker, E.S. 2003. Herbivores as mediators of their environment. The impact of large and small species on vegetation dynamics. Proefschrift. Wageningen Universiteit, Wageningen, Nederland.
- Bankert, D., K.C.G. in 't Groen & S.E. van Wieren 2003. A review of the transect method by comparing it with three other counting methods to estimate rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) density. *Lutra* 46 (1): 27-34.
- Bestman, M. & P. Cornelissen 1998. Als stropers achter de hazen en konijnen aan. *Zoogdier* 9 (1): 14-17.
- Biadi, F. & A. Le Gall 1993. *Le Lapin de garenne*. Hatier, Parijs, Frankrijk.
- Bijlsma, R.G. 2004. Long-term population trends of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) on Pleistocene sands in the central and northern Netherlands. *Lutra* 47 (1): 3-20.
- Birkan, M. & M. Jacobs 1988. *La Perdrix grise*. Hatier, Parijs, Frankrijk.
- Boonstra, H., P. Blaauw, A. Herfkens, J. Klooster, V. van Laar & W. Oxener 1979. Structuurplan Stadsuitbreiding Amersfoort. Voortgangsrapport 3D, Ekologie en Landschap. Raadgevend Ingenieursbureau H. Hajema & Partners b.v., Assen / Gemeente Amersfoort, Amersfoort, Nederland.
- Broekhuizen, S. 1976. The situation of hare populations in the Netherlands. In: Z. Pielowski & Z. Pucek (red.). Ecology and management of European hare populations: 23-24. Polish Hunting Association, Warschau, Polen.
- Broekhuizen, S. 1982. Hazen in Nederland. Proefschrift. Landbouwhogeschool Wageningen, Wageningen, Nederland.
- Broekhuizen, S. 1983. Konijn (*Oryctolagus cuniculus*). In: Rijksinstituut voor Natuurbeheer (red.). Natuurbeheer in Nederland. Dieren: 244-247. Pudoc, Wageningen, Nederland.
- Broekhuizen, S. & F. Maaskamp 1982. Movement, home range and clustering in the European hare (*Lepus europaeus* Pallas) in The Netherlands. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 47: 22-32.
- Cate, J.A.M. ten & G.C. Maarleveld 1974. Geomorfologische kaart van Nederland, schaal 1: 50.000. Blad 32. Stichting voor Bodemkartering, Wageningen / Rijks Geologische Dienst, Haarlem, Nederland.
- Diamond, J.M. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation* 7: 129-146.
- Dijkstra, W. 2005. Zoogdiermonitoring. In: L. van Breukelen (red.). Jaarboek 2004: 10-17. Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Arnhem, Nederland.
- Drees, M. 1992a. Het konijn en zijn relaties. *Duin* 15 (4): 11-13.
- Drees, J.M. 1992b. Konijn *Oryctolagus cuniculus* (Linnaeus, 1758). In: S. Broekhuizen, B. Hoekstra, V. van Laar, C. Smeenk & J.B.M. Thissen (red.). Atlas van de Nederlandse zoogdieren: 328-333. Derde herziene druk. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht, Nederland.
- Ellis, W.N. 1988. Biogeografie. Beschrijving en verklaring van de verspreiding van planten en dieren over de aarde. Wetenschappelijke Mededeling 190. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht, Nederland.
- Frylestam, B. 1976. Effects of cattle-grazing and harvesting of hay on density and distribution of an European hare population. In: Z. Pielowski & Z. Pucek (red.). Ecology and management of European hare populations: 199-203. Polish Hunting Association, Warschau, Polen.
- Gloor, S. F. Bontadina, D. Hegglin & U. Breitermoser 2003. The rise of urban foxes in Switzerland and ecological aspects of a fox population in the recently colonised city of Zurich. *Mammalian Biology* 68 (special issue): 28-29.
- Gorman, M. 1979. *Island Ecology*. Chapman & Hall, Londen, Engeland.
- Grimbergen, J., B. van de Hoef & V. van Laar 1975. Een veldbiologische verkenning van het Landgoed Schothorst bij Hoogland (gemeente Amersfoort). *Te Velde* 5: 13-36.

- Gurnell, J. 1987. The natural history of squirrels. Helm, Londen, Engeland.
- Haaften, J.L. van 1968. Das Rehwild in verschiedenen Standorten der Niederlande und Slowenien mit besondere Berücksichtigung der Standortsabhängigkeit. Mededeling ITBON 76. Instituut voor Toegestappt Biologisch Onderzoek in de Natuur, Arnhem, Nederland.
- Hagberg Kleist, M. 1995. Haren. Natur og Museum 34 (1): 1-32.
- Harris, L.D. 1984. The fragmented forest. Island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. The University of Chicago Press, Chicago, VS.
- Harris, S. 1986. Urban foxes. Whittet Books, Londen, Engeland.
- Laar, V. van 1978. Inleiding; Landschap, flora en fauna. In: G.H. Boekhold, G.M. Dirkse, P.W. Hoekstra, G.M. van Laar, V. van Laar, J. Luytjes, M.I. von Motz, F. van Ommen, E. Sant, P.H. Witte & W. Zeyl (red.). Landschap van de Gelderse Vallei, de Utrechtse Heuvelrug en westelijke Veluwezoom: 2-65. Stichting Onderwijs Adviesdienst, Amersfoort, Nederland.
- Laar, V. van 1979. Fauna. In: H. Boonstra, P. Blaauw, A. Herfkens, J. Klooster, V. van Laar & W. Oxener (red.). Structuurplan Stadsuitbreiding Amersfoort. Voortgangsrapport 3 D, Ekologie en Landschap: 52-60. Raadgevend Ingenieursbureau ir. H. Hajema & Partners b.v., Assen / Gemeente Amersfoort, Amersfoort, Nederland.
- Laar, V. van 1980. Verspreiding en voorkomen van de waterspitsmuis, *Neomys fodiens* (Pennant, 1771), in Eemland en Gelderse Vallei. Te Velde 19: 14-23.
- Laar, V. van 1987. Zoogdieren en amfibieën [Veldbiologische waarnemingen op het Landgoed Schothorst bij Hoogland in 1985 en 1986]. Te Velde 35: 9-35.
- Laar, V. van & L. Boon 1985. Landgoed Schothorst. Verslag over vijf jaar natuurbeheer. Te Velde 29: 1-22.
- La Haye, M., B. Daemen & M. Straver 1998. Resultaten van dagactieve zoogdieren in het BMP- en PTT-project in 1997. SOVON-Nieuws 11 (4): 20.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, VS.
- Melchers, M. 1997. Zoogdieren. In: K. Hofman & R. van Zoest (red.). Ode aan het Vondelpark 2: 176. Kunsthistorisch bureau d'Arts, Amsterdam / Uitgeverij Bas Lubberhuizen, Amsterdam, Nederland.
- Melchers, M. 2001. De fauna in de parken. In: E. Korpershoek & M. Ligtelijn (red.). De parken van Amsterdam: 156-157. Uitgeverij Bas Lubberhuizen, Amsterdam, Nederland.
- Mykutowycz, R. & I. Rowley 1958. Continuous observations of the activity of wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) during 24 hours periods. CSIRO [Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation] Wild Research 3: 26-31.
- Nollen, R.H.J.M. & W.J. Onck 2004. De zoogdierfauna van het Stadspark Schothorst in 1988. Natuur, Landschap en Milieu van Amersfoort 20. Gemeente Amersfoort, Amersfoort, Nederland.
- Oosterveld, P. 1983. Eight years of monitoring of rabbits and vegetation development on abandoned arable fields grazed by ponies. Acta Zoologica Fennica 174: 71-74.
- Pelzers, E. 1988. Kleine roofdieren krijgen kans in Amersfoort-Noord. Aanwezigheid wezel, bunzing en hermelijn kroon op natuurbeheer. Tuin en Landschap 10 (16): 18-19.
- Pielowski, Z. 1972. Home range and degree of residence of the European hare. Acta Theriologica 9: 93-103.
- Projectteam Schothorst 1978a. Landgoed Schothorst. Programma van eisen. Gemeente Amersfoort, Amersfoort / Grontmij, Zeist, Nederland.
- Projectteam Schothorst 1978b. Landgoed Schothorst. Schetsontwerp. Gemeente Amersfoort, Amersfoort / Grontmij, Zeist, Nederland.
- Projectteam Schothorst 1978c. Landgoed Schothorst. Bodem en waterhuishouding. Gemeente Amersfoort, Amersfoort / Grontmij, Zeist, Nederland.
- Projectteam Schothorst 1983. Landgoed Schothorst. Beheerplan midden- en oostelijk deel. Gemeente Amersfoort, Amersfoort / Grontmij, Zeist, Nederland.
- Schneider, E. 1995. Qualitative Veränderungen des Lebensraumes im Kausalgefølge der Abundanzverringerung des Feldhasen *Lepus europaeus*. Zeitschrift für Säugetierkunde 60 (Sonderheft): 54-55.
- Snater, H. & G. Baeyens 1995. Konijnen tellen in Hollands duin. Zoogdier 6 (1): 15-19.
- Strauss, E. & K. Pohlmeier 2000. Zur Populationsökologie der Feldhasen. In: A. Santori (red.). Wo liegt der Hase im Pfeffer: Naturschutz und Rote Liste - Jagd und Hege: 5-20. Natur- und Umweltschutz-Akademie des Landes Nordrhein-Westfalen, Recklinghausen, Duitsland.
- Tapper, S.C. & R.F.W. Barnes 1986. Influence of farming practice on the ecology of the brown hare (*Lepus europaeus*). Journal of Applied Ecology 23: 39-52.
- Tapper, S.C., D. Cowan & R. Henson 1991. Brown hare *Lepus europaeus*. In: G.B. Corbet & S. Harris

- (red.). The handbook of British mammals: 154-161. Derde druk. Blackwell Science, Oxford, Engeland.
- Verkaik, A.J. 1991. Verspreidings- en verplaatsingspatronen van muskusratten (*Ondatra zibethicus*) in Flevoland. Rapport 91/12. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem, Nederland.
- Visscher, G. 1982. Vondst van een haas *Lepus capensis* Linnaeus, 1758 met acht embryonen. *Lutra* 25: 17-18.
- Visscher, G. 1987. De reeën van Zielhorst. *Meander* 2 (4): 15-17.
- Wal, R. van de, S. Broekhuizen & T. Baarspul 1997. Hazen in het duin? *Duin* 20 (2): 5-7.
- Wallage-Drees, J.M. 1986. Dag- en nachtactiviteit bij konijnen en de relevantie voor de telmethode. *De Levende Natuur* 87: 40-45.

Summary

The mammalian fauna of a city park, with emphasis on population development of brown hare (*Lepus europaeus*) and rabbit (*Oryctolagus cuniculus*)

The mammalian fauna of a country estate is described before and after the estate's incorporation in 1985 in an urban extension of the city of Amersfoort (The Netherlands) as the centre of the Schothorst City Park. The entire park is about 107 ha, while the estate accounts for 40 ha, 50% of which is reserved for nature conservation (but allows for recreation such as walking and environmental education). Twenty-seven mammal species have been recorded on the estate. One species, roe deer (*Capreolus capreolus*), has disappeared, another species, red squirrel (*Sciurus vulgaris*), recolonised the estate after having become extinct owing to a disease, and two species, muskrat (*Ondatra zibethicus*) and red fox (*Vulpes vulpes*), are newcomers to the park, after first having colonised the surrounding countryside. The occurrence of the pygmy shrew (*Sorex minutus*) and water shrew (*Neomys fodiens*) has still to be confirmed.

The City Park is not an isolated green space and although it is surrounded by a "sea" of

14,000 houses, it is also connected to the countryside to the west by a corridor of farmland (grasslands, ditches and hedgerows). Thus, exchange between different populations of various species around the city is still possible.

Special attention is given to the development of brown hare (*Lepus europaeus*) and rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) populations within the borders of the 20 ha conservation area of the former Schothorst Estate, which have been studied over a period of 13 years since the park was established. Density estimates were based on direct counts carried out twice a year (March and October) on an area comprising grasslands, grassland with shrub and thick hedges, wood, old lanes, a historic park and gardens of the former manor.

From 1992 until 1995, the density of the brown hare was at a relatively high level, close to 2/ha. From 1996-2004, the density decreased to about 1/ha, which matches the average density throughout the Netherlands. The causes of the decline are unknown, but we suggest that the isolation of the countryside owing to the continuing city expansion, as well as the transformation of about 70 ha of former farmland into recreation area during the nineties, have contributed to the decline. Owing to these developments, the brown hares on the estate have lost a large part of their surrounding hinterland habitat and had to adjust to new living conditions on only 30 ha.

The fluctuations of the rabbit population on the former estate and in the surrounding parts of the park exhibit a more erratic course. After six years of fairly stable densities, the population suffered a severe decline after 1997, finally ending in total disappearance by 2002. The Viral Hemorrhagic Disease that affected populations throughout the Netherlands probably lay at the roots of this local extinction. If wild rabbits do not recolonise the park in a natural way, released, but undesirable, pets may do so.

Ontvangen: 16 maart 2005

Geaccepteerd: 6 december 2005

No effects of dominance rank or sex on spatial behaviour of rabbits

Jasja J.A. Dekker, Monique Groeneveld* & Sipke E. van Wieren

Resource Ecology Group, Department of Environmental Sciences, Wageningen University,
Bornsesteeg 69, 6708 PD Wageningen, The Netherlands, e-mail: jasjad@gmail.com

Abstract: The home range is an important measure of the spatial behaviour of animals. In rabbits (*Oryctolagus cuniculus*), spatial behaviour may be affected by social rank and sex. Subdominant animals are expected to have a larger home range and to forage farther from the burrow than dominant animals. Females are expected to have a smaller home range than males. To test these hypotheses, we determined home range size and distance to the burrow during foraging within a low density, semi-natural rabbit population in the Netherlands, using daytime observations of marked individuals. Individual median distance to the nearest burrow during foraging ranged from 3 to 16 m. Home range varied between 0.01 and 0.43 ha, which is the smallest home range area reported for rabbits in Europe. We found no difference in home range or foraging distance between males or females, or between dominant and subdominant animals. We postulate that this is caused by an interaction of two factors: low animal density and high availability of high quality food. This meant that there was no need to compete for best or safest foraging locations, and males did not need to protect females in their group against other males. This is also our explanation as to why the home ranges in our study are the smallest recorded.

Keywords: minimum convex polygon, MCP, *Oryctolagus cuniculus*, dominance hierarchy, food competition, confined population, home range, The Netherlands.

Introduction

The home range, "that area traversed by the individual in its normal activities of food gathering, mating and caring for young" (Burt 1943: 351), has been called the fundamental measure of space use of animals (Hemson et al. 2005). Home range size is useful for a wide range of applications, such as habitat analyses and modeling of population dynamics. It reflects a range of ecological processes, such as the effects of body size (Jetz et al. 2004), habitat quality (Herfindal et al. 2005) and mating behaviour (Sandell 1989).

In rabbits (*Oryctolagus cuniculus*), home ranges are usually situated around the burrow of the animals, which they use as nests for their young and as shelter against predators. It is to be expected that two characteristics of an individual animal can affect its home range size: social rank

and sex. Rabbits have a linear dominance hierarchy for males and females separately (Von Holst et al. 2002). This hierarchy is attributed to competition for females in males, and competition for the best breeding facilities (burrows) in females (Cowan & Bell 1986, Von Holst et al. 2002). As larger distances from the burrow result in more time spent looking for predators (Dekker, unpublished data), one would expect rabbits to compete for the safest foraging locations close to the burrow, with the dominant animals winning this competition. Sex also has an influence on home range size: males maximize survival by defending the females living in a burrow. This results in larger home ranges than those of females (Cowan 1987).

In this paper, we focus on the influence of dominance hierarchy and sex on spatial behaviour. We determine the home ranges of a low density, confined population of rabbits in winter

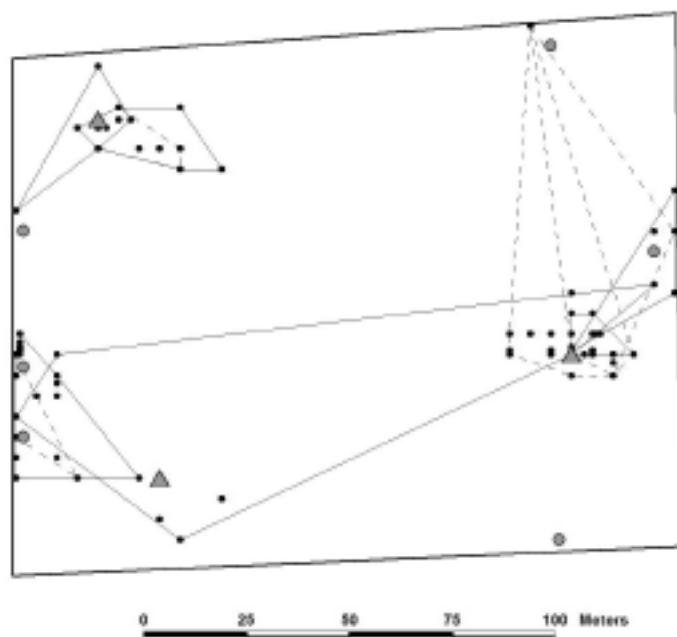


Figure 1. Burrows, rabbit locations and MCP home ranges. The thick line represents the fence around the enclosure. Black circles stand for rabbit locations; grey triangles for artificial burrows; grey circles for natural burrows. Male home ranges are solid lines; female home ranges dotted

and test the hypotheses that males have larger home ranges than females, and that dominant animals have smaller home ranges and forage closer to the burrow than subdominant animals.

Methods

Study site and population

A population of wild rabbits was established in a 2 ha enclosure in Wageningen, The Netherlands (51.99° N, 5.66° E). The enclosure was fenced off with dense mesh and an electric fence. Three artificial burrows, consisting of a large wooden 2 x 5 m box, with ten interconnected chambers and eight PVC entrance pipes were placed halfway into the earth. The burrows were located 90, 100 and 130 m from each other (figure 1). Self dug burrows were also in use during the study, and some separate pipes were sporadically in use as short-stay refuges. A regular grid of colour-coded pickets interspaced at 20 m was used to facilitate determination of the locations of the animals.

At the time of the present study (January and February 2003), six male and four female adult wild rabbits (table 1) were present in the enclosure, i.e. 5 animals ha⁻¹. The animals were marked using ear tags (Dalton Continental BV, Lichtenvoorde, The Netherlands) with an extra strip of aluminium with an individual colour coding and a number tattooed in the ear. Once a month, animals were trapped with livetraps, and weighed. The animals were vaccinated against myxomatosis and Rabbit Hemorrhagic Disease.

The grassland in the enclosure consisted mainly of Yorkshire fog (*Holcus lanatus*), red fescue (*Festuca rubra*) and common bent (*Agrostis capillaris*). It was grazed by six heifers from April to December of 2002, which resulted in a homogeneous, short vegetation. The grass height was mapped in January by 10 evenly distributed height measurements in 49 plots of 10 x 10 m across the enclosure. The actual height was measured by lowering a circular polystyrene disc with a central slot (a 'drop disc') down a vertical ruler until it rested on the grass (Steward et al. 2001). The distance to the ground was then read from the ruler. Vegetation heights within the

Table 1. Home range and median distance to the nearest burrow during foraging activity between January 17 and February 11, 2003. Home ranges were estimated using MCP methods (see text). Dominant: 1 = dominant, 0 = subdominant animal. *n* = number of locations used for calculation of the MCP home range.

Rabbit	Group	Sex	Dominant	Weight (g)	MCP (ha)	<i>n</i>	Median distance to nearest burrow (m)
Oranje	1	M	1	1580	0.06	565	5
Geen1	1	M	0	-	0.43	151	16
BZZ	1	F	1	1875 ^a	0.02	218	3
WWB	2	M	1	1630 ^a	0.03	243	6
WRB	2	M	0	1710	0.03	94	5
RGG	2	F	1	2020	0.02	271	5
ZRZ	3	M	1	1710	0.01	231	5
GRW	3	M	0	1220 ^a	0.03	103	8
Geen3	3	F	1	1500	0.14	333	5
GBG	3	F	0	1850	0.13	400	7

^a Weight measured one month before the study.

plots were averaged, and then averaged over the plots. The average $\pm$ 1 SE over the plots was 4.9 $\pm$ 0.96 cm.

Dominance hierarchy

The dominance hierarchy was determined by observing which animal supplants which: it is assumed that the dominant animals initiate and win more aggressive interactions than subdominant animals (Martin & Bateson 1993). We observed the animals using a focal sampling method, observing each animal for 30 minutes during 10 days. During these scans we noted the initiator and winner of aggressive interactions. Based on these data, we separately ranked the males and females by the number of supplantments. We tested for difference in weight between dominant and subdominant animals using an ANOVA.

Spatial behaviour

The locations of the animals were estimated using an instantaneous scan sampling design: positions of all animals are determined ('scanned') at a regular time interval. We scanned every 30 seconds, between 15:00 to 17:00. We did this over 13 days, between the 17th of January and the 11th of February 2003. Locations were entered

in a Geographic Information System (ArcView 3.2, Environmental Systems Research Institute Inc., Redlands, USA) for further analyses.

Home ranges were estimated using the minimum convex polygon (MCP) method (Mohr 1947): the home range is estimated by the minimum size polygon that encloses *all* the locations of an individual. This method is a robust non-parametric method that allows comparisons with most other studies. The MCPs were calculated using the software 'Home Range Extension' for ArcView (Rodgers & Carr 1998). We also calculated the distance from each location to the nearest artificial or self dug burrow.

As home range size and distance to the burrow were not normally distributed, we tested for differences in home range and distance to burrow between males and females and dominant and subdominant animals using a two-tailed Mann-Whitney U-test. Since we used each dataset for two tests, we applied a Bonferroni-correction to the critical values, rejecting null hypotheses only when *P*-values were below a critical value of $\alpha = 0.025$. We used Spearman's rank correlation coefficient to test for the relation between body weight and home range.

The study was assessed and approved by the Institutional Animal Care and Use Committee of Wageningen University (experiment code 1025).

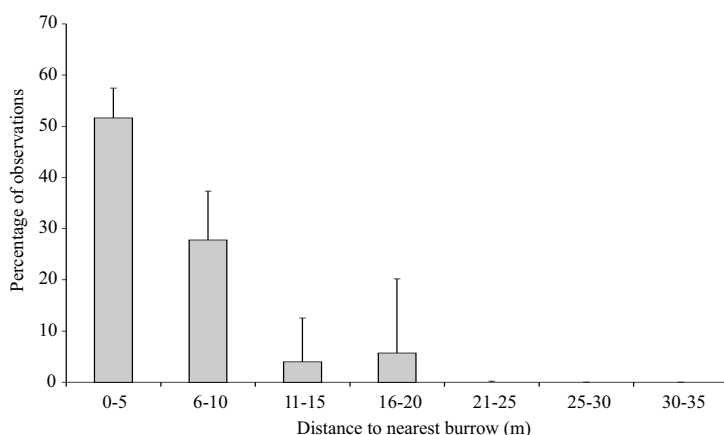


Figure 2. Frequencies (median and 3rd quartile) of observations per distance to the nearest burrow during foraging (n rabbits = 10). The observations were classified in 5-metre classes per individual animal and recalculated to percentages of total observations that fell in that class.

Results

Dominance hierarchy

During this study, rabbits formed two groups of two males and one female, and one group with two males and two females. The males of each group showed a clear linear ranking (table 1). In the group of four animals, the females also showed a dominance ranking. Dominant animals were not heavier than subdominant animals ($F_{1,7} = 0.543$, $P = 0.49$). One male animal, Geen1, moved between several burrows, but was only interacting with animals from one group. There were no aggressive interactions between males or females of different groups.

Spatial behaviour

The animals stayed near the artificial or natural burrows (figure 2): they were foraging within 5 m of a burrow in almost 50% of the observations. All home ranges contained at least one artificial burrow (figure 1). The animal that moved between groups, Geen1, had a relatively large home range.

The individual median distance from the nearest burrow ranged from 3 to 16 m (table 1). There was no difference in median foraging distance between male and female animals ($U = 7$, $Z = -1.14$, $n_{\text{males}} = 6$, $n_{\text{females}} = 4$, $P = 0.35$) or between dominant and subdominant animals ($U = 3$, $Z = -2.08$, $n_{\text{dom}} = 6$, $n_{\text{subd}} = 4$, $P = 0.07$).

MCP home range size ranged from 0.01 to 0.43 ha (table 1). Home ranges of males totally overlapped those of females in two groups (figure 1). Two females from group 3 made excursions far from the burrow, which resulted in a larger home range (table 1, figure 1). The MCP home ranges did not differ between males and females ($U = 12$, $Z = 0$, $n_{\text{males}} = 6$, $n_{\text{females}} = 4$, $P = 1.0$), nor between dominant and subdominant rabbits ($U = 7$, $Z = -1.07$, $n_{\text{dom}} = 6$, $n_{\text{subd}} = 4$, $P = 0.35$). There was no relation between weight of an animal and its home range (Spearman's correlation coefficient, $P = 0.19$).

Discussion

Although the population studied is not a natural population of rabbits we feel that the results are comparable with natural free-living populations: the animals showed similar behaviour compared to wild rabbits in natural conditions in the way they reacted to each other and to predators.

As in other studies of rabbit home ranges, all the observations were done during day time when the animals were most active. We assume that space use is not fundamentally different at other times of the day. This assumption is supported by anecdotal observations and by pellet counts: both at night and in the day time animals stayed close to the burrow. Faecal pellet numbers roughly reflect spatial use of the population,

and were highest close to the refuge, especially when corrected for latrines (Dekker, unpublished data).

Effects of rank and sex on spatial behaviour

Three other European studies compare the home range size of males and females separately. Cowan (1987) and McDonald (1989) found that home ranges of males were larger than those of females. Immink (1982) also found indications for this, but he could not test for differences due to a small sample size. In our population, there was no difference in home range size for the two sexes, although there were indications that males did defend the females against the other males living in the same burrow: home ranges of males entirely overlapped those of females in two of the three groups. In our study site, the animals formed pairs instead of breeding groups, often with an additional male, probably due to the low density. In such cases, there is no need to defend several females. Defending one female against other males will hence not lead to a difference in home range between the sexes.

We detected no difference in home range size or in distance to the burrow between dominant and subdominant animals. Again, we attribute this to the absence of competition due to the abundance of resources, in this case foraging space close to the burrow.

Sex and rank can interact however, especially during the breeding season, at high densities. Dominant male rabbits then have a larger home range than subdominant males, in the order of tenths to hundredths of hectares. This is probably caused by defending several females against mating attempts. Subdominant and dominant females have been found to have a much smaller home range (Myers & Poole 1961). The same dominance effect was probably a factor in a study of three rabbits in a dune area in the Netherlands. Animals with larger body weight, which may reflect dominance rank, had larger home ranges (Immink 1982). So, for dominant males the defense of females outweighs risk of being predated.

The subdominant male animal with the relatively large home range, Geen1 (table 1), is probably a so-called floater: a low ranking, (often) young, male animal without a fixed territory. This animal moved between two artificial burrows, foraging farther from these burrows, and was often chased away by the males from the two groups. Its median distance to the nearest burrow is also larger than that of the other rabbits. Floaters occur in many species, from lizards (Stapley & Keogh 2005) to red foxes (*Vulpes vulpes*) (Dekker et al. 2001). Lockley (1961) describes this phenomenon amongst rabbits. In that study, the floaters were in bad condition, whilst in our study, the weight of the animal was well within the range of the other animals.

Comparison of spatial behaviour in European populations

The home range size we observed in our population is the smallest found in Europe. Macdonald (1989) found home ranges of 0.13 ha for males and 0.11 ha for females in Holy Island, UK, but used a 95% harmonic mean estimator, which makes it difficult to compare these results to our study. Rödel (unpublished data) found MPC home ranges of 0.35 ha for females just before the onset of breeding and of 0.27 ha for females during the breeding period, in a confined population of 38 animals ha⁻¹ in Bayreuth, Germany. Immink (1982) reported home ranges of 0.53 ha for male rabbits and of 0.44 ha for female rabbits in a dune-area in the Netherlands. A comparison with this data is difficult since this author used an unconventional method to estimate home ranges. Cowan (1987) reported an average MCP home range of 0.71 ha for males, and 0.44 ha for females for rabbits on chalk grasslands in the south of the UK. Henderson (1979) found MCP home ranges of 0.3 ha to 0.8 ha for non-breeding females, using trapping locations. Other studies, performed in Scotland, found even larger home ranges (Hulbert et al. 1996, Kolb 1991a, Kolb 1991b).

In our study, the animals concentrated their foraging close to the burrow. The only other authors that report the distribution of activity as a

function of distance to the burrow are Armstrong (1987, sightings of animals), Bakker et al. (2005, as number of pellets and counts of movement) and Monclús & De Miguel (2003, as number of pellets). Compared to these studies, our data seem most skewed towards the burrows.

We postulate that the small home range and skewness of foraging distance to the burrow found in our study are the result of an interaction between two factors: population density and food quality. The density in our population was 5 animals ha⁻¹, which was the lowest of all the above mentioned studies that report rabbit density: density was 15 animals ha⁻¹ at Cowan's (1987) study site, 22 animals ha⁻¹ at McDonald's (1989) study site, and 38 animals ha⁻¹ in that of Rödel (H. Rödel, unpublished data). It is possible that with higher densities, lower ranking animals are forced to forage farther from the burrow, increasing the average home range. Another possible consequence of high density is an increasing number of floaters in the population, which results in a larger average home range. In a dense population rabbits do not form pairs but breeding groups of males and several females. In that case a male will have to increase its home range size because it has to defend more than one female.

In sub alpine areas of Australia, home ranges expand when growth rate of the vegetation declines (Myers & Bults 1977). It is therefore surprising that in our study winter home ranges were so small, when compared to the year-round ranges in other studies. This could be caused by the type of vegetation in our enclosure: the enclosure was grazed by cattle all summer. Grazing by larger herbivores can keep vegetation in a short state, with many tillers and nutrient-rich leaves (McNaughton 1984), a structure that rabbits prefer for foraging (Iason et al. 2002).

Conclusion

Although the rabbits in our study showed a dominance ranking, this did not result in differences in home range size or distances to the burrow be-

tween sexes or ranks, as reported in other papers. We attribute this to the low population density and good food quality, allowing animals to freely choose their feeding location. Our study was undertaken in a 'boring' time of the year for the researcher, but a calm time for the animals: there was no competition for space or females. This corroborates with Von Holst et al. (1999), who show that in winter months the number of aggressive interactions, offensive behaviour between individuals and stress hormone levels of rabbits are much lower than during mating and breeding in spring and summer.

Acknowledgements: The authors would like to thank Herman van Oeveren (Wageningen University, The Netherlands) for identifying the plant species and Heiko Rödel (Department of Animal Physiology, University of Bayreuth, Germany) for providing home range data from his study site, and suggestions and advice for starting our semi-natural population. The authors are very grateful to Gerard Müskens (Alterra) for lending the live-traps.

References

- Armstrong, H.M. 1987. Effects of rabbits on the vegetation of an arid zone National Park. PhD thesis. Australian National University, Canberra, Australia.
- Bakker, E.S., H.H.T. Reiffers, H. Olff & J.M. Gleichman 2005. Experimental manipulation of predation risk and food quality: effect on grazing behaviour in a central-place foraging herbivore. *Oecologia* 146: 157–167.
- Burt, W.H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24 (3): 346–352.
- Cowan, D.P. 1987. Aspects of the social organisation of the European wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Ethology* 75 (3): 197–210.
- Cowan, D.P. & D.J. Bell 1986. Leporid social behaviour and social organisation. *Mammal Review* 16 (3–4): 169–179.
- Dekker, J.J.A., A. Stein & I.M.A. Heitkönig 2001. A spatial analysis of a population of red fox (*Vulpes vulpes*) in the Dutch coastal dune area. *Journal of Zoology* 255: 505–510.
- Hemson, G., P. Johnson, A. South, R. Kenward, R. Ripley & D.W. Macdonald 2005. Are kernels the mustard? Data from global positioning system

- (GPS) collars suggests problems for kernel home range analyses with least-squares cross-validation. *Journal of Animal Ecology* 74: 455–463.
- Henderson, B.A. 1979. Regulation of the size of the breeding population of the European rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, by social behaviour. *Journal of Applied Ecology* 16: 383–392.
- Herfindal, I., J.D.C. Linnell, J. Odden, E.B. Nilsen & R. Andersen 2005. Prey density, environmental productivity and home-range size in the Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *Journal of Zoology* 265: 63–71.
- Hulbert, I.A.R., G.R. Iason, D.A. Elston & P.A. Racey 1996. Home-range sizes in a stratified upland landscape of two lagomorphs with different feeding strategies. *Journal of Applied Ecology* 33: 1479–1488.
- Iason, G.R., T. Manso, D.A. Sim & F.G. Hartley 2002. The functional response does not predict the local distribution of European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) on grass swards: experimental evidence. *Functional Ecology* 16 (3): 394–402.
- Immink, H.J. 1982. Bepaling van het activiteitengebied van het wilde konijn *Oryctolagus cuniculus* (L., 1758), in het Noordhollands duinreservaat voor middel van telemetrie. RIN report 1626. Rijksinstituut voor Natuuronderzoek, Leersum, The Netherlands.
- Jetz, W., C. Carbone, J. Fulford & J.H. Brown 2004. The scaling of animal space use. *Science* 306 (5694): 266–268.
- Kolb, H.H. 1991a. Use of burrows and movement by wild rabbits *Oryctolagus cuniculus* in an area of sand dunes. *Journal of Applied Ecology* 28: 879–891.
- Kolb, H.H. 1991b. Use of burrows and movements of wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in an area of hill grazing and forestry. *Journal of Applied Ecology* 28: 892–905.
- Lockley, R.M. 1961. Social stress in the rabbit warren. *Journal of Animal Ecology* 30 (2): 385–423.
- Martin, P. & P. Bateson 1993. Measuring behaviour. An introductory guide. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- McDonald, I.C. 1989. Social organisation and behaviour of free-living European rabbits *Oryctolagus cuniculus* L. PhD thesis. University of Newcastle-Upon-Tyne, Newcastle, UK.
- McNaughton, S.J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form and coevolution. *American Naturalist* 124: 863–886.
- Mohr, C.O. 1947. Table of equivalent populations of American small mammals. *American Midland Naturalist* 37: 233–249.
- Monclús, R. & F.J. De Miguel 2003. Distribución espacial de las letrinas de conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en el Monte de Valdelatas (Madrid). *Galemys* 15: 157–165.
- Myers, K. & Poole, W.E. 1961. A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in confined populations. II. The effects of season and population increase on behaviour. *CSIRO Wildlife Research* 6 (1): 1–41.
- Myers, K. & H.G. Bults 1977. Observations on changes in the quality of food eaten by the wild rabbit. *Australian Journal of Ecology* 2: 215–230.
- Rodgers, A.R. & A.P. Carr 1998. HRE: The home range extension for ArcView. Ontario Ministry of Natural Resources, Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Thunder Bay, Ontario, Canada.
- Sandell, M. 1989. The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. In: J.L. Gittleman (ed.). *Carnivore behaviour, ecology and evolution*: 164–182. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Stapley, J. & J.S. Keogh 2005. Behavioral syndromes influence mating systems: floater pairs of a lizard have heavier offspring. *Behavioural Ecology* 16 (3): 514–520.
- Steward, K.E.J., N.A.D. Bourn & J.A. Thomas 2001. An evaluation of three quick methods commonly used to assess sward height in ecology. *Journal of Applied Ecology* 38: 1148–1154.
- Von Holst, D., H. Hutzelmeyer, P. Kaetzke, M. Kaschei & R. Schönheiter 1999. Social rank, stress, fitness, and life expectancy in wild rabbits. *Naturwissenschaften* 86: 388–393.
- Von Holst, D., H. Hutzelmeyer, P. Kaetzke, M. Kaschei, H.G. Rödel & H. Schrutka 2002. Social rank, fecundity and lifetime reproductive success in wild European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 51 (3): 245–254.

Samenvatting

Geen effect van rang of geslacht op het ruimtelijke gedrag van konijnen

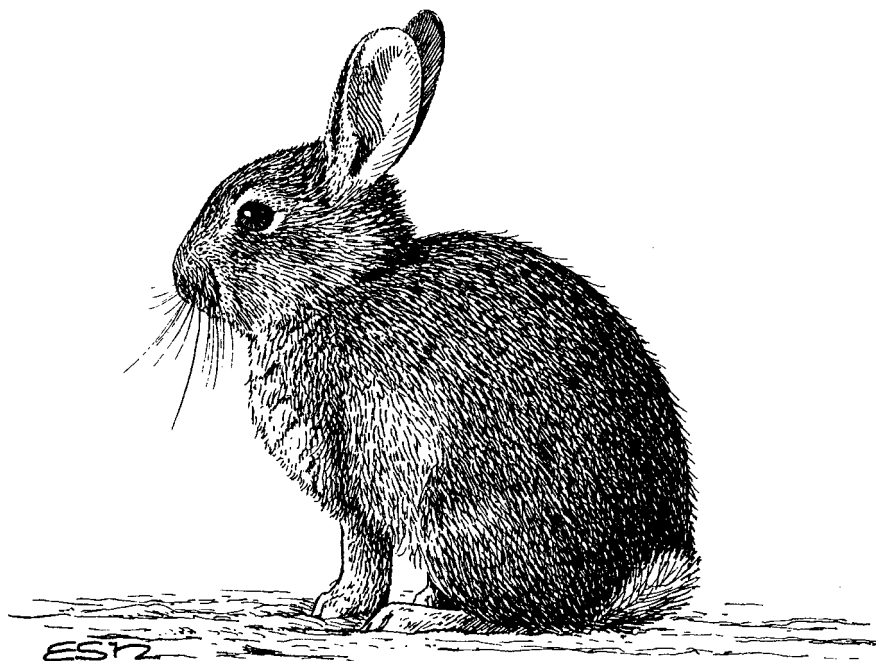
De home range (activiteitsgebied) is een belangrijke maat van het ruimtegebruik van een dier en wordt veel gebruikt in fundamenteel onderzoek en in studies gericht op natuurbeheer. Bij konijnen (*Oryctolagus cuniculus*) hebben geslacht en sociale rang van het dier mogelijk invloed op de omvang van de home range. Van dominante

dieren is te verwachten dat ze kleinere home ranges hebben dan subdominante dieren, en vrouwelijke dieren kleinere home ranges dan mannelijke. Daarnaast zouden subdominante dieren op grotere afstand van de burcht moeten foerageren dan dominante. We hebben deze hypothesen getest door de home range grootte en afstanden tot de dichtstbijzijnde burcht van konijnen te bepalen in een halfnatuurlijke populatie konijnen met een dichtheid van 5 konijnen ha⁻¹. De mediane afstand tot de dichtstbijzijnde burcht varieerde van 3 tot 16 m. Home range grootte (minimum convex polygon), bedroeg 0,01 tot 0,43 ha. Dit is de kleinst bekende home range van konijnen in Europa. Eén mannelijk, subdominant dier had een zeer grote home range, dat overlapte met meerdere groepen en meerdere

burchten omvatte. We vonden geen verschil in home range of afstand tot de burcht tussen mannelijke en vrouwelijke, of dominante en subdominante dieren. We wijten dit aan de lage dichtheid van dieren en de begraasde, korte vegetatie. Doordat er weinig dieren waren en veel geschikte foerageerplaatsen, was er geen reden voor competitie voor de beste of veiligste foerageerplekken. Vanwege de lage dichtheid was er geen reden voor de mannelijke dieren om alle vrouwen uit de groep te beschermen tegen andere mannetjes. Hierdoor waren de home ranges van de mannelijke dieren niet groter dan die van de vrouwelijke dieren.

Received: 25 April 2006

Accepted: 12 July 2006



Shifts in food availability and associated shifts in space use and diet in stone marten

Heiko G. Rödel¹ & Michael Stubbe²

¹ Department of Animal Physiology, University of Bayreuth, D-95440 Bayreuth, Germany,
e-mail: heiko.roedel@uni-bayreuth.de

² Institute of Zoology, Martin-Luther-University, D-06099 Halle/Saale, Germany

Abstract: Spacing patterns of mammals are commonly assumed to be influenced by changes in food availability, resulting in shifts in diet. However, there is a lack of detailed case studies proving this relationship. We present here such a study carried out on two stone martens (*Martes foina*). We collected data on individual space use by radio telemetry, measured the diet by faecal analysis, and assessed changes in food availability of some main food items. Overall, changes in space use were paralleled by changes in diet, and might have been the result of changes in local food availability. In one case the animal stopped being active in a part of its home range when the high local availability of fruit (cherries) decreased in late summer. This decrease in cherries within its diet was mostly compensated for by increased ingestion of other kinds of fruit and of small mammals. In another case, the animal temporarily ventured into an area outside of its usual range of activity during winter when the availability of its seasonal staple food, earthworms, was low. In the new area, it fed on the available fruits and small mammals.

Keywords: stone marten, *Martes foina*, feeding ecology, earthworms, home range, radio telemetry.

Introduction

Spacing patterns of mammals are reported to be influenced by different factors such as sex, age, season, social interactions, anti-predator behaviour and resource dispersion (e.g. Powell 1994, Kats & Dill 1998, Zielinski et al. 2004). In particular food resources, or rather energy requirements related to food availability, often seem to be an important factor affecting home range size and habitat use (badger (*Meles meles*): Kruuk & Parish 1982, Johnson et al. 2001, Revilla & Palomares 2002; black bear (*Ursus americanus*): Powell et al. 1997; fisher (*Martes pennanti*): Zielinski et al. 2004; review on pine marten (*Martes martes*): Zalewski & Jedrzejewski 2006). Nevertheless, detailed information on the processes underlying the distribution and individual spacing behaviour of mammals within landscapes are rare. Individual case studies can make an important contribution to our know-

ledge on the proximate mechanisms which underlie the relationship between space use and food availability (e.g. Benhamou 1996). The stone marten (*Martes foina*) is a small carnivore which shows much flexibility in its diet. While this has been comprehensively studied (e.g. Waechter 1975, Delibes 1978, Skirnisson 1986, Ansoorge 1989, Marchesi et al. 1989, Serafini & Lovari 1993, Lodé 1994, Bertolino & Dore 1995, Martinoli & Preatoni 1995, Genovesi et al. 1996, Rödel et al. 1998, Padial et al. 2002, Lamszki 2003) little is known about the interactions between space use, food availability and diet. Here, we present a study of two individual stone martens, where we describe such relationships.

Material and methods

The study was conducted in the Hakel Forest, a wooded area in central Germany situated between Magdeburg and Quedlinburg, and the surrounding agricultural region over a period of ten months (June 1996–March 1997). For details on the study area see Stubbe (1971). We set wooden

live-traps, baited with chicken eggs, in the forest and in a small wood situated within an agricultural area. Two stone martens were trapped and fitted with radio-collars (38 g, Wagener Telemetrieanlagen, Köln, Germany). Animal 1, an adult female, was trapped in the small wood in mid June 1996 and tracked until late November 1996. Animal 2, an adult male, was trapped in the forest in early September 1996 and tracked until late March 1997. The home ranges of the two animals were located in different parts of the study area and were several kilometres apart. The age class of both animals was assessed by their body mass (animal 1, female: 1300 g, animal 2, male: 1800 g; cf. Stubbe 1993). On most days the animals' day-time resting sites were located, and fresh faeces was collected from around these sites. It is assumed that these faeces stemmed from the tracked individuals. Due to our regular sampling pattern, we could assure that the faeces collected were at most ten days old. Faeces of unknown age, which we sometimes found when we located a daytime-resting site for the first time, were discarded. We located the animals once or twice a night while they were active (i.e. outside their day resting sites), resulting in $n_{\text{fixes}}=65$ for animal 1 and $n_{\text{fixes}}=76$ for animal 2. Exact positions were determined by triangulation, and we tried not to approach closer than 100 m (estimated by the intensity of the radio signal) to the animals, to avoid disturbances. Home range contours were determined using the minimum convex polygon method (Mohr 1947) that includes 100% of the tracking data points. The diet of the two focal animals was assessed by faecal analysis. In total, we collected 123 faecal samples from animal 1, and 86 from animal 2. After collection, we stored the faeces separately in plastic bags and froze them. In the laboratory, the faeces were washed with water over a fine-mesh screen. Undigested fruit remains were identified by the use of a reference collection. Remains of mammals were identified by hair analysis as described by Day (1966) and Teerink (1991). The presence of earthworm remains (Lumbricidae) was determined by the occurrence of earthworm bristles (chaetae; in most

cases together with large amounts of turf substrate). All samples were soaked in water before washing and the solution was examined under a low power dissecting microscope in order to identify the earthworm bristles by their specific shape and light reflection. The composition of the diet was expressed by the frequency of occurrence, calculated as the number of faeces with presence of the particular food item per total number of faeces collected. Information on the general pattern of the seasonal changes in the availability of small mammals was derived from published data on small mammal population dynamics in the study area (Stubbe & Stubbe 1991). Every two weeks, we mapped the availability of fruits within the home ranges of our focal animals. To estimate the availability of earthworms, we calculated the percentage of 'worm nights' per month as described by Kruuk & Parish (1981). During a 'worm night' the temperature should not fall below 0 °C and there had to have been at least 2 mm rain during the previous 72 hours. Weather data were provided by a nearby meteorological station (Heteborn). The availability of other invertebrates and of birds was not assessed.

Results

For animal 1 (female), a decrease in the availability of its temporary main food item, cherries (*Prunus avium*), was paralleled by a decrease in the activity range. From June to August 1996, the estimated home range size of this animal was around 15 ha. It comprised the small wood, the adjacent cherry grove, and the hedge row connecting these locations (see figure 1A). Our tracking data revealed that the animal mainly used the hedge row for passing between both forested areas. The animal used day-time resting sites in the small wood as well as in the cherry grove. During this period, when ripe cherries were freely available in the cherry grove, these fruits were the animal's most frequently eaten food item (occurring in 84% of the faeces, see figure 2A). Moreover, most of the faeces that

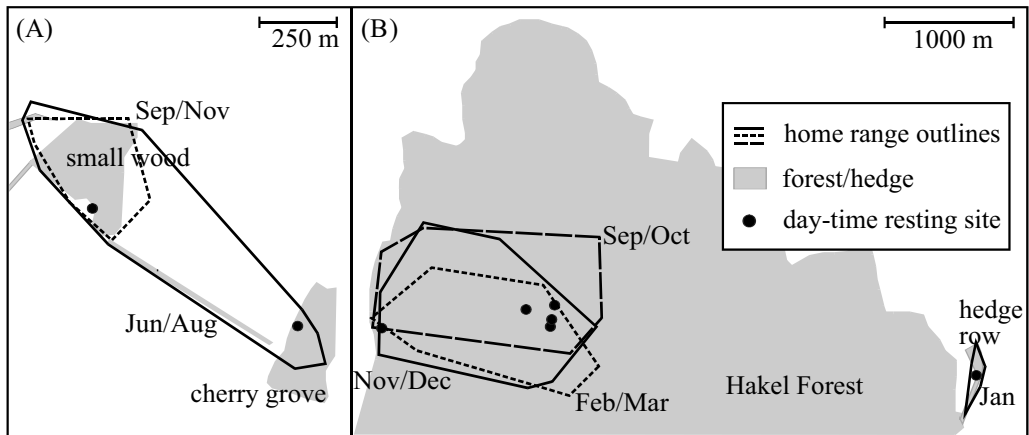


Figure 1. Home range estimates, calculated as minimum convex polygons (100% of fixes). Home range areas of (A) animal 1 (female) during June-August ($n_{\text{fixes}} = 40$) and September-November ($n_{\text{fixes}} = 25$), and (B) of animal 2 (male) during September-October ($n_{\text{fixes}} = 22$), November-December ($n_{\text{fixes}} = 22$), January ($n_{\text{fixes}} = 13$), and February-March ($n_{\text{fixes}} = 19$). Note that we only included fixes when the animals were outside their day resting sites.

contained cherry remains consisted almost completely of indigestible parts of this fruit, suggesting that cherry was indeed the animal's staple food during this period of time. According to our tracking data, animal 1 restricted its activity solely to the area of the small wood from September 1996 until the end of the study period (circa 5 ha, figure 1A), when there were no

more cherries available. Consequently, the frequency of these fruits in the animal's diet decreased, whilst fruits of the plum (*Prunus domestica*), blackthorn (*Prunus spinosa*), hawthorn (*Crataegus monogynallaevigata*), crab apple (*Malus sylvestris*), mountain ash (*Sorbus aucuparia*), wild rose (*Rosa canina*) and common privet (*Ligustrum vulgare*) were increasingly in-

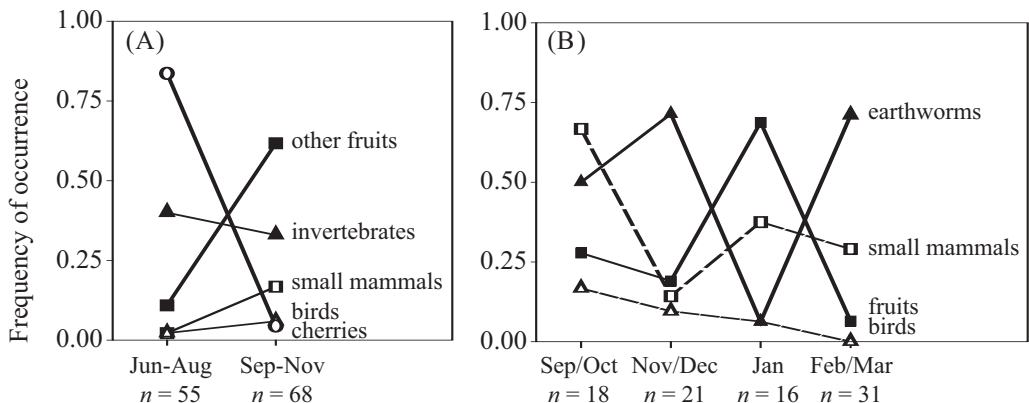


Figure 2. Changes in the frequency of occurrence of remains of different food categories in the faeces of (A) animal 1 and (B) animal 2. Note that in the case of animal 1, the invertebrate remains in the faeces mainly stemmed from earthworms. Bird remains did not occur in the collected faeces of animal 2. Numbers of analysed faeces per months are denoted in the graphs.

cluded in the diet. All of these fruits were available in the small wood until the end of the study period. The decreasing proportion of faeces including cherries was also paralleled by an increase in the frequency of invertebrates (mainly earthworms, Lumbricidae, and caterpillars, Hymenoptera, in one sample), small mammals (field mice (*Microtus agrestis* / *Microtus arvalis*), yellow-necked mouse / wood mouse (*Apodemus flavicollis* / *Apodemus silvaticus*), bank vole (*Clethrionomys glareolus*), rat (*Rattus* spp.), common shrew (*Sorex araneus*)), and a slight increase in the frequency of small birds (undetermined).

In animal 2 (male), a temporary decrease in the availability of its main food item, earthworms, was paralleled by a temporary and local change in its home range use. From September to December 1996 and February to March 1997, we tracked this animal within an area of 115 ha, located in the forest (see figure 1B). During this time, when the availability of small mammals (see Stubbe & Stubbe 1991) and also of fruits decreased in the forest, animal 2 increasingly relied on earthworms. This food item was found in 72% of the faecal samples collected in November and December 1996. In some of the faeces containing earthworm remains, we also found remains of Carabidae. In January 1997, the severe winter temperatures caused a sudden decline in the availability of earthworms: according to the index proposed by Kruuk & Parish (1981), the percentage of 'worm nights' during this month was zero, whereas during all other months of the study period, it did not drop below 36%. In this month, animal 2 moved to a hedgerow outside the forest, about 2.8 km away from the border of its home range over the preceding months (figure 1B). During this period, all the tracking data (including the day-time resting site) that we obtained from this animal came from an area of 1.2 ha around this hedgerow. Fruits, in particular blackthorn and wild rose, were still available here and were the animal's most frequent food during this month. We found fruit remains from the above mentioned species in 69% of the faeces collected, whereas the proportion of faeces

including remains of earthworms greatly decreased to about 6% (see figure 2B). Additionally, there was an apparent increase in the proportion of small mammal remains (*Clethrionomys glareolus*, *Apodemus flavicollis* / *Apodemus silvaticus*). In February 1997, when the cold period was over, and the estimated availability of earthworms increased to 43% of 'worm nights', the animal returned to its formerly used home range, and switched its diet: earthworms were again the animal's most frequent food item and only a small proportion of faeces included fruit remains. The importance of earthworms for animal 2 was also emphasised by the high proportion of earthworm remains within the total faecal volume collected: turf and earthworm bristles, contributed about 70% of the total volume of faecal remains in November / December 1996 as well as in February / March 1997.

Discussion and conclusions

The results of the faecal analysis confirm the highly omnivorous diet of this small mustelid, ranging from small mammals and birds to invertebrates and fruits (see review in Clevenger 1994). In both animals studied, the changes in their use of space were associated with changes in food availability. We suggest that in the case of animal 1, the exhaustion of a temporarily available food source (cherries) was the reason for the observed reduction of the foraging area used by the animal. Animal 2 was strongly reliant on earthworms as a food source during autumn and winter. Compared to other published data on the diet of the stone marten (see Clevenger 1994), this appears to be quite unusual and might have been the consequence of the low densities of other small mammals during this period. We speculate that when adverse weather conditions limited the availability of earthworms, this animal left its former home range in order to search for alternative food sources. In conclusion, our findings strongly indicate, although only illustrated with two cases, that temporary and local changes in the availability of

food can cause changes in space use, such as the ones observed in this study.

Acknowledgements: Many thanks to H. Ebersbach and T. Hofmann, who provided much useful information and helped with the field work. We also thank A. Hogg, R. Monclús and C. Kraus for discussions and helpful comments on the manuscript. Financial support was provided by the Kultusministerium des Landes Sachsen-Anhalt (FKZ 009A 082182).

References

- Ansorge, H. 1989. Die Ernährungsökologie des Steinmarders *Martes foina* in den Landschaftstypen der Oberlausitz – Populationsökologie marderartiger Säugetiere. Wissenschaftliche Beiträge der Universität Halle 37: 473-493.
- Benhamou, S. 1996. Space use and foraging movements in the American red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*). Behavioural Process 37: 89-102.
- Bertolino, S. & B. Dore 1995. Food habits of the stone marten *Martes foina* in „La Mandria“ Regional Park (Piedmont Region, North-Western Italy). Hystrix 7: 105-111.
- Clevenger, A.P. 1994. Feeding ecology of Eurasian pine martens and stone martens in Europe. In: S.W. Buskirk, H.S. Harestad, M.G. Raphael & R.A. Powell (eds.). The biology and conservation of martens, sables and fishers: 326-340. Cornell University Press, Ithaca, NY, USA.
- Day, M.G. 1966. Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. Journal of Zoology, London 148: 201-217.
- Delibes, M. 1978. Feeding habits of the stone marten, *Martes foina* (Erxleben, 1777), in northern Burgos, Spain. Zeitschrift für Säugetierkunde 43: 282-289.
- Genovesi, P., M. Secchi & L. Boitani 1996. Diet of stone martens: an example of ecological flexibility. Journal of Zoology, London 238: 545-555.
- Johnson, D.D.P., D.W. MacDonald & M.D. Morecroft 2001. An analysis of social spacing in the European badger (*Meles meles*) in the UK. Wissenschaftliche Mitteilungen der Niederösterreichischen Landesmuseum 14: 161-170.
- Kats, L.B. & L.M. Dill 1998. The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animal. Ecoscience 5: 361-394.
- Kruuk, H. & T. Parish 1981. Feeding specialization of the European badger *Meles meles* in Scotland. Journal of Animal Ecology 50: 773-788.
- Kruuk, H. & T. Parish 1982. Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles*. Journal of Zoology, London 196: 31-39.
- Lanszki, J. 2003. Feeding habits of stone martens in a Hungarian village and its surroundings. Folia Zoologica 52: 367-377.
- Lodé, T. 1994. Feeding habits of the stone marten *Martes foina* and environmental factors in western France. Zeitschrift für Säugetierkunde 59: 189-191.
- Marchesi, P., N. Lachat, R. Lienhard, P. Debiéve & C. Mermod 1989. Comparaison des régimes alimentaires de la fouine (*Martes foina* Erxl.) et de la martre (*Martes martes* L.) dans une région du Jura suisse. Revue Suisse de Zoologie 96: 281-296.
- Martinoli, A. & D.G. Preatoni 1995. Food habits of the stone marten (*Martes foina*) in the Upper Aveto Valley (Northern Apennines, Italy). Hystrix 7: 137-142.
- Mohr, C.O. 1947. Table of equivalent populations of American small mammals. American Midland Naturalist 37: 223-249.
- Padial, J.M., E. Avila & J.M. Gil-Sanchez 2002. Feeding habits and overlap among red fox (*Vulpes vulpes*) and stone marten (*Martes foina*) in two Mediterranean mountain habitats. Mammalian Biology 67: 137-146.
- Powell, R.A. 1994. Structure and spacing of marten populations. In: S.W. Buskirk, A.S. Harestad, M.G. Raphael & R.A. Powell (eds.). The biology and conservation of martens, sables and fishers: 101-121. Cornell University Press, Ithaca, NY, USA.
- Powell, R.A., J.W. Zimmerman & D.E. Seaman 1997. Ecology and behaviour of North American black bears: home ranges, habitat and social organization. Chapman and Hall, London, UK.
- Revilla, E. & F. Palomares 2002. Spatial organization, group living and ecological correlates in low density populations of Eurasian badgers, *Meles meles*. Journal of Animal Ecology 71: 497-512.
- Rödel, H.G., H. Ebersbach & M. Stubbe 1998. Feeding ecology of the stone marten (*Martes foina*): the importance of mammalian prey. Beiträge zur Jagd- und Wildforschung 23: 219-230.
- Serafini, P. & S. Lovari 1993. Food habits and trophic niche overlap of the red fox and the stone marten in a Mediterranean rural area. Acta Theriologica 38: 233-244.
- Skirnisson, K. 1986. Untersuchungen zum Raum-Zeit-System freilebender Steinmarder (*Martes foina* Erxleben, 1777). Beiträge zur Wildbiologie 6: 1-200.

- Stubbe, M. 1971. Wald-, Wild- und Jagdgeschichte des Hakels. *Archiv Forstwesen* 20: 115-204.
- Stubbe, A. & M. Stubbe 1991. Langzeitdynamik der Kleinsäugergesellschaft des Hakelwaldes – Populationsökologie von Kleinsäugerarten. *Wissenschaftliche Beiträge der Universität Halle* 34: 231-265.
- Stubbe, M. 1993. *Martes foina* (Erxleben, 1777) – Haus-, Steinmarder. In: M. Stubbe & F. Krapp (eds.). *Handbuch der Säugetiere. Band 5/I. Raubsäuger (Teil I)*: 427-479. Aula Verlag, Wiesbaden, Germany.
- Teerink, B.J. 1991. *Hair of West-European mammals*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Waechter, A. 1975. *Ecologie de la fouine en Alsace*. *Terre et Vie* 29: 399-457.
- Zalewski, A. & W. Jedrzejewski 2006. Spatial organisation and dynamics of the pine marten *Martes martes* population in Białowieża Forest (E Poland) compared with other European woodlands. *Ecography* 29: 31-43.
- Zielinski, W., R.L. Truex, G.A. Schmidt, F.V. Schlexer, K.N. Schmidt & R.H. Barret 2004. Home range characteristics of fishers in California. *Journal of Mammalogy* 85: 649-657.

Samenvatting

Veranderingen in de beschikbaarheid van voedsel en daaraan gerelateerde veranderingen in ruimtegebruik en menu bij steenmarters

Gewoonlijk wordt aangenomen dat patronen in de ruimtelijke verdeling van zoogdieren worden beïnvloed door veranderingen in het aanbod van

voedsel, die weer leiden tot veranderingen in het menu. Echter, gedetailleerde studies die deze relatie ondersteunen zijn nauwelijks beschikbaar. Hier presenteren we een dergelijk onderzoek dat is uitgevoerd aan twee steenmarters (*Martes foina*). We verzamelden gegevens over het individuele ruimtegebruik met behulp van radiotelemetrie, bepaalden het menu door uitwerpselen te analyseren en gingen na hoe de beschikbaarheid van enkele belangrijke voedselcomponenten in de loop der tijd veranderde. Veranderingen in ruimtegebruik gingen in het algemeen gepaard met veranderingen in het menu en kunnen het gevolg zijn geweest van veranderingen in het plaatselijke voedselaanbod. In het ene geval hield de betreffende steenmarter op met haar activiteiten in een deel van haar home range toen daar de plaatselijk eerst in grote hoeveelheden aanwezige wilde kersen aan het eind van de zomer opraakten. De afname van kersen in het menu van dit dier als gevolg hiervan werd vooral gecompenseerd door een toename van andere vruchten en van kleine zoogdieren. In het andere geval verlegde het betreffende dier, toen tijdens de winter de beschikbaarheid van het voor dit seizoen gebruikelijke stapelvoedsel, regenwormen, laag was, tijdelijk zijn activiteiten naar een gebied waar het zich voedde met de hier beschikbare vruchten en met kleine zoogdieren.

Received: 22 April 2006

Accepted: 26 June 2006